УЧЕБНИК ДЛЯ ВУЗОВ А.С. СЕВЕРЦОВ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

УВ

УЧЕБНИК
ДЛЯ ВУЗОВ



А.С. СЕВЕРЦОВ

# ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ



УЧЕБНИК ДЛЯ ВУЗОВ

А. С. СЕВЕРЦОВ

# ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

*Допущено Министерством образования и науки Российской Федерации в качестве учебника для студентов высших учебных заведений, обучающихся по направлению 510600 «Биология»*

Москва




2005

УДК 575.8(075.8)
ББК 28.02я73
С28

Рецензенты:
заведующий кафедрой генетики биологического факультета МГУ, доктор биологических наук, профессор, академик РАН *С.В. Шестаков*;
заведующий лабораторией биогеоценологии института ИПЭИЭ, доктор биологических наук, профессор, академик РАН *Ю.И. Чернов*

**Северцов А. С.**
С28 Теория эволюции : учеб. для студентов вузов, обучающихся по направлению 510600 «Биология» / А.С. Северцов. — М. : Гуманитар. изд. центр ВЛАДОС, 2005. — 380 с. : ил.
ISBN 5-691-01354-8.
Агентство CIP РГБ.

В учебнике рассматриваются теория эволюции, ее задачи, доказательства и методы изучения, проблемы микро- и макроэволюции.
Учебник предназначен для студентов высших учебных заведений, преподавателей и научных сотрудников, занимающихся проблемами теории эволюции.

УДК 575.8(075.8)
ББК 28.02я73

ISBN 5-691-01354-8

# Введение

Биология — одна из самых сложных естественных наук. Сложность любой биологической системы, способной к самостоятельному существованию, начиная с клеток прокариот и кончая экосистемами и биосферой в целом, намного превосходит сложность объектов неживой природы или технических устройств. Физика имеет дело с физическими процессами, химия — с химическими и физическими, биология — с физическими, химическими, информационными и биологическими, в собственном смысле этого слова. Сказанное не умаляет ни сложности, ни значения физики и химии, а лишь объясняет, почему все три упомянутые естественные науки, возникшие в трудах античных философов, как единая наука о природе, развивались разными темпами.

Второй причиной трудности изучения жизни является ее разнообразие. Периодическая система Д. И. Менделеева включает, как известно, 92 элемента (без трансурановых). К середине 90-х годов XX в. минералогам было известно всего около 36 тыс. видов естественных минералов. Биологическое разнообразие, составляющее современную биосферу, на видовом уровне оценивается разными авторами числом от 1,5 до 3 млн видов, что составляет примерно 3% от числа видов, существовавших на протяжении 3,5—4 млрд лет истории биосферы Земли. К сказанному следует добавить, что каждая особь любого вида уникальна. Оценить уровень биологического разнообразия в прошлом достаточно трудно из-за неполноты палеонтологической летописи. Поэтому, в частности, вышеприведенная оценка в 3 % основана на экстраполяции в прошлое данных по современному биологическому разнообразию, корректированных данными палеонтологии.

Люди во все времена стремились объяснить себе происхождение окружающего их мира и, в том числе, жизни. Религиозное объяснение существования жизни самоочевидно: Бог создал жизнь на Земле такой, как мы ее видим, виды неизменны, так как он же в неизъяснимой мудрости своей создал

их приспособленными к тем условиям, в которых они живут. Дальнейших объяснений не требуется, а задача науки, в том числе и биологии, состоит в постижении божественного замысла. Так ее формулировали французские просветители XVIII в. Так же ее формулируют и современные прогрессивные деисты, признающие эволюцию, как один из законов природы, созданных Богом. Представление о божественном сотворении жизни называется креационизмом (от лат. creatio — творю).

Уже более ста лет развиваются научные объяснения возникновения жизни. Выполнено значительное число исследований, в ходе которых были реконструированы условия возникновения белков и других сложных органических молекул, их объединения в многомолекулярные комплексы — коацерваты, микросферы и т. п.

Путь от сложной по химическому составу и довольно устойчивой во времени капли — коацервата, отделенной от окружающей среды мембраной, то есть фазово-обособленной и потому часто называемой пробионтом, — до клетки, обладающей аппаратом наследственности и сложной упорядоченной структурой, не пройден ни теоретически, ни экспериментально. Существуют только подходы к этой проблеме, основанные на теории неравновесной термодинамики и на изучении автокаталитических гиперциклов химических реакций.

Этот пробел породил представление о том, что жизнь не возникла на Земле, а занесена на нашу планету из космоса. Представление о внеземном происхождении жизни получило название теории панспермии. Оно не противоречит эволюции в тех временных рамках, в которых развитие биосферы прослеживается палеонтологией. Древнейшие известные и доказанные палеонтологические находки — фоссилии (от лат. fossilis — ископаемые) датируются возрастом 3,46—3,5 млрд лет. Это, по-видимому, прокариоты — цианобактерии. Теория панспермии имеет немного сторонников. Во-первых, занос спор, цист или клеток прокариот из космоса не снимает проблемы происхождения жизни. Если вселенная возникла в результате большого взрыва, то и жизнь во вселенной могла возникнуть только после взрыва, то есть жизнь не могла существовать всегда. Во-вторых, жесткие космические лучи едва ли могут оставить в живых любую клетку, достаточно долго находящуюся в космосе. В Солнечной системе жизнь, насколько это известно, существует только на Земле.

## Возникновение теории эволюции

Представление о живой природе как о развивающейся эволюционирующей системе возникло в античной философии и восходит к философской диалектической системе Гераклита Эфесского (кон. VI — нач. V в. до н. э.).

Однако, научное обоснование этой идеи разрабатывалось очень медленно, значительно медленнее, чем развивались эмпирические знания. Лишь в XVIII в. трансформизм (учение об изменяемости видов), стал течением не только философской, но и биологической мысли. Э. Дарвин (1731—1802) в Англии, Ж. Бюффон (1707—1788) во Франции, и ряд менее известных биологов развивали представление о том, что виды животных и растений не были созданы Богом такими и в таком количестве, как это наблюдается сейчас, а возникали друг от друга. Обоснованием служили, главным образом, два факта: 1) наличие общих признаков у больших групп животных и растений, причем число таких признаков увеличивается при переходе от таксонов высшего ранга к таксонам более низкого ранга (от классов к отрядам, от отрядов к семействам и т. д.); 2) существование переходных форм между близкими видами. Однако, трансформисты не обсуждали причин изменяемости видов.

Данные, которыми оперировали сторонники трансформизма, не доказывали возникновения видов друг от друга, так как могли быть объяснены и с позиций креационизма, т. е. концепции неизменности видов, сотворенных Богом. Например, соотечественник и современник Ч. Дарвина Р. Оуэн (1804—1892) создал теорию, удачно объяснявшую единство плана строения (сходство признаков в пределах больших таксонов) животных с позиций креационизма. Выделив наиболее общие признаки скелета позвоночных, Оуэн построил обобщенные схемы, архетипы, скелета в целом и ряда его частей (черепа, конечностей), утверждая, что архетип — это и есть план творения, генеральная схема, по которой Бог создал животных. Существование переходных форм между близкими видами можно было интерпретировать как перекрывание изменчивости, а не отсутствие четких границ каждого из сравниваемых видов. Основателю научной систематики Карлу Линнею (1707—1778) принадлежит представление о том, что не признаки определяют специфику вида, а вид определяет свойственные ему признаки. Вместе с тем, в конце жизни Линней высказал предположение о том, что новые виды растений могут возникать путем гибридизации близких, но разных видов. В год выхода первого издания книги Чарльза Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора или переживание наиболее приспособленных рас в борьбе за существование» (1859) во Франции была издана монография Д. Годрона (1859), который, сопоставляя признаки видов диких животных и пород домашних животных, доказывал неизменность видов. Согласно Годрону, видовые признаки не могут ни возникать, ни исчезать, так как в противном случае переходных форм было бы больше, чем видов, а на самом деле картина обратная. Несмотря на отсутствие доказательств эволюции, трансформизм постепенно распространялся среди биологов, прежде всего потому, что наличие переходных форм между видами все же наталкивало на мысль о родстве между ними.

В 1809 г. ученик Ж. Бюффона Ж. Б. Ламарк (1744—1829) издал свою знаменитую книгу «Философия зоологии», в которой он изложил уже не трансформистскую идею изменяемости видов, а вполне законченную теорию эволюции жизни. Эволюционная теория отличается от трансформистских представлений тем, что рассматривает эволюцию как всеобщее явление живой природы и исследует ее движущие силы. Ламарк опирался на две группы наблюдаемых фактов: на наличие переходных форм между видами (как и трансформисты) и на возможность выстроить все живые существа в непрерывный восходящий ряд по признаку возрастания сложности их строения. Собственно, такой ряд, «лестница существ», был построен еще в XVIII в. швейцарским зоологом Ш. Боннэ (1730—1793), а представления об уровнях сложности организмов, по сути о степени сходства с человеком, восходят к античной философии. Однако, до Ламарка лестница была неподвижной: каждый вид существовал на своей ступени, отведенной ему Богом, а читался ряд сверху вниз, т. е. от человека к животным. Ламарк первым высказал мнение, что ряд этот не нисходящий, а восходящий, читаемый от низших форм жизни к высшим, и что лестница существ отражает эволюцию, т. е. процесс развития по пути усложнения организации.

Поэтому Ламарк и предположил существование двух независимых направлений эволюции: (1) градацию, т. е. развитие от простого к сложному, и (2) изменение под воздействием условий среды, создающее разнообразие видов на каждой ступени градации. Усложнение организации происходит, согласно Ламарку, под действием внутренне свойственного всем живым существам стремления к совершенствованию, по своей сути телеологического принципа. Это стремление заложено в живой природе при сотворении мира. Сосуществование и низших и высших форм жизни Ламарк объяснял ее постоянным самозарождением: низшие существа (например, одноклеточные) возникли недавно и еще не успели продвинуться по пути градации.

Изменение организмов под воздействием среды Ламарк объяснял при помощи двух законов.

Первый закон: «Во всяком животном, не достигшем предела своего развития, более частое и неослабевающее употребление какого-либо органа укрепляет мало-помалу этот орган, развивает его, увеличивает и сообщает ему силу, соразмерную с длительностью самого употребления, тогда как постоянное неупотребление его неприметно ослабляет его, приводит в упадок, последовательно сокращает его способности и, наконец, вызывает его исчезновение».

Второй закон: «Все, что природа заставила особей приобрести или утратить под влиянием обстоятельств, в которых с давних пор пребывала их порода, а следовательно, под влиянием преобладающего употребления

известного органа или под влиянием постоянного неупотребления известной части, — все это она сохраняет путем размножения в новых особях, происходящих от прежних, если только приобретенные изменения общие обоим полам или тем особям, от которых произошли новые».

Теория Ламарка не получила признания среди его современников, что было обусловлено рядом причин.

1. Из-за политической обстановки в Европе начала XIX в. (наполеоновские войны) эта теория осталась малоизвестной и получила распространение лишь после смерти Ламарка.

2. Фактическое обоснование изменений видов под воздействием среды было явно недостаточным. Действие своих законов Ламарк пояснял лишь вымышленными примерами: «Береговая птица, плавающая неохотно, но вынужденная держаться вблизи воды из-за добычи, постоянно находится в опасности погрузиться в ил. Не желая, однако, погрузиться туловищем в жидкость, она прилагает все усилия, чтобы вытянуть и удлинить свои ноги. В результате продолжительная привычка данной птицы и всей ее породы — привычка постоянно вытягивать и удлинять ноги — мало-помалу привела к тому, что особи данной породы стоят как бы на ходулях на своих длинных и голых ногах, лишенных перьев до бедра и часто выше».

Подобные рассуждения не могли убедить серьезных исследователей, тем более, что с позиций упражнения и неупражнения органов невозможно объяснить развитие очень большого класса признаков — органов пассивной защиты. Действительно, панцирь черепахи или броненосца, раковина моллюска, покровительственная окраска и т. п. признаки не могут упражняться, они либо защищают, либо не защищают организм от опасности.

3. Принцип градации вызвал еще более отрицательную реакцию: в самозарождение жизни, в то время никто из серьезных биологов не верил. Ч. Дарвин в письме к своему другу, ботанику Дж. Гукеру, разъясняя свое отношение к теории Ж. Б. Ламарка, писал: «Избави меня Бог от глупого Ламаркова стремления организмов к совершенствованию».

4. Креационистские представления, поддерживаемые религиозной доктриной христианства, были очень сильны и среди биологов, и среди философов, что, естественно, не способствовало принятию на веру эволюционных идей.

Трансформистские представления продолжали развиваться, но их обоснование оставалось на прежнем уровне. Трансформисты не могли ни представить прямых доказательств изменяемости видов, ни объяснить механизмы и причины этого явления. Поэтому позиции креационизма неизменно оказывались прочнее: креационистам не приходилось доказывать неизменность видов, она соответствовала наблюдаемым фактам. Например веским аргументом в пользу креационизма оказались привезенные во Францию после

египетского похода Наполеона мумии священных животных. Крокодилы, кошки и т. д., мумифицированные 5—6 тыс. лет назад, принадлежали к ныне существующим видам. Поэтому победа в 1830 г. креациониста, блестящего зоолога и палеонтолога Ж. Кювье (1769—1832) в публичном диспуте с трансформистом Э. Жоффруа Сент-Илером (1772—1844), также очень крупным зоологом, была неслучайна. Стремясь доказать единство плана строения всех животных, Э. Жоффруа Сент-Илер, основываясь на ошибочных данных своих учеников, пытался показать, что план строения позвоночных животных может быть трансформирован в план строения головоногих моллюсков, в противовес теории Ж. Кювье о четырех совершенно независимых планах строения животных [позвоночные, моллюски, лучистые (иглокожие и кишечнополостные) и панцирные (ракообразные и насекомые)]. Кювье вполне обоснованно доказал несопоставимость строения моллюсков и позвоночных.

Поскольку виды изменяются крайне медленно, единственный способ доказать эволюцию — выявить ее реально действующие движущие силы. Эту задачу и решил Ч. Дарвин (1809—1882). Во введении к «Происхождению видов...» он писал: «Что касается вопроса о происхождении видов, то вполне мыслимо, что натуралист, размышляющий о взаимном сродстве между органическими существами, об их эмбриологических отношениях, их географическом распространении; геологической последовательности и других подобных фактах, мог бы прийти к заключению, что виды не были созданы независимо одни от других, но произошли, подобно разновидностям, от других видов. Тем не менее подобное заключение, хотя бы даже хорошо обоснованное, оставалось бы неудовлетворительным, пока не было бы показано, почему бесчисленные виды, населяющие этот мир, изменялись именно таким образом, что они приобретали то совершенство строения и взаимоприспособления, которое справедливо вызывает наше изумление». И Дарвин выявил эти движущие силы, показав, что неопределенной наследственной изменчивости, борьбы за существование и происходящего в процессе борьбы за существование естественного отбора необходимо и достаточно, чтобы объяснить любые изменения организмов в процессе эволюции.

Следует подчеркнуть, что Ч. Дарвин не был первооткрывателем естественного отбора как явления природы. Он независимо от предшественников открыл это явление, но предшественники были: Э. Блитс и П. Метью до Дарвина, а А. Уоллес одновременно с ним пришли к мысли о переживании более приспособленных организмов. Не был Ч. Дарвин и первым биологом, высказавшим представление о всеобщности эволюции. Эта честь принадлежит Ж. Б. Ламарку. Но Ч. Дарвин был первым биологом, доказавшим эволюцию, т. е. вскрывшим ее реально существующие в природе движущие силы (факторы), причем единственно возможным в то время

способом: на примере искусственного отбора, гигантского эксперимента, поставленного человечеством в процессе введения в культуру и дальнейшего преобразования пород домашних животных и сортов возделываемых растений.

Более чем столетний период развития теории эволюции подтвердил не только правильность основных положений дарвинизма, но и поразительную логичность рассуждений и доказательств, приводимых его создателем.

## Дарвинизм

Эволюция, по сравнению с продолжительностью человеческой жизни, — медленный процесс. Об этом догадывался еще Ламарк. В эксперименте, то есть в жестких и контролируемых условиях, легко достигаются наследственно обусловленные изменения признаков фенотипа, адекватные направлению и интенсивности отбора. Процесс эволюции в дикой природе не поддается непосредственному наблюдению. О нем можно судить только по его результатам. Поэтому Ч. Дарвин совершенно правильно сформулировал задачу: единственный способ доказать существование эволюции состоит в том, чтобы выявить ее движущие силы и показать, что их действие неизбежно приводит к адаптивным изменениям живых существ.

Логика Ч. Дарвина такова: существует наблюдаемый факт — изменчивость живых организмов, причем эта изменчивость включает две компоненты: определенную и неопределенную изменчивость. Определенная изменчивость — это реакции организмов, адекватные внешним воздействиям. Например, осенний листопад у лиственных деревьев умеренного климата, или загар у людей, как реакция на ультрафиолетовое облучение. Поскольку определенная изменчивость адаптивна — она представляет собой результат эволюции. При снятии фактора среды, вызывающего определенную изменчивость, у потомков она не проявляется. Как известно теперь, по наследству передается не сама эта изменчивость, а способность к данному типу адаптивных изменений.

Неопределенная изменчивость неопределенна потому, что изменения признаков организмов не приспособительны. Ч. Дарвин пояснил характерные черты неопределенной изменчивости таким примером: «Все подобные изменения организации, крайне незначительные или более резко выраженные, проявляющиеся у многих особей, живущих вместе, могут рассматриваться как неопределенные воздействия условий существования на каждый индивидуальный организм, подобно тому, как простуда действует неопределенным образом на различных людей, соответственно сложению их тела или конституции, вызывая то кашли и насморки, то ревматизм или воспаления различных органов».

Таким образом, неопределенная изменчивость проявляется в любых признаках всех организмов. Самоочевидно, что особь, получившая при переохлаждении только насморк, более приспособлена, чем заболевшая воспалением легких. Следовательно, неопределенная изменчивость создает дифференциацию по приспособленности особей, «живущих вместе», то есть, членов одной популяции. Неопределенная изменчивость, в отличие от определенной, передается по наследству, и поэтому служит материалом эволюции. При этом Дарвин, ссылаясь на А. Вейсмана, подчеркивал, что при изучении неопределенной изменчивости необходимо различать «природу организма и природу условий». В первом приближении это различение соответствует генотипической и паратипической изменчивости признаков. Однако, на самом деле, в понятие дарвиновской неопределенной изменчивости входит не только генотипическая (наследственная) изменчивость, но и часть паратипической изменчивости, обусловленная влиянием всевозможных случайных факторов на развитие каждой данной особи.

Вторым фактором — движущей силой эволюции — является борьба за существование. Дарвин полагал, что причиной борьбы за существование является геометрическая прогрессия размножения, то есть то, что потомков в каждом поколении рождается больше, чем родителей. Это приводит к недостатку ресурсов для обеспечения жизни и, тем самым, к борьбе за эти ограниченные ресурсы. В дальнейшем выяснилось, что борьба за существование гораздо сложнее, чем это предполагал Дарвин. Однако, экология — наука о взаимодействии организмов с окружающей средой, возникла из дарвиновской концепции борьбы за существование (Кашкаров, 1933).

В результате борьбы за существование, организмы, неопределенные изменения которых снижают их приспособленность по сравнению с другими особями, «живущими вместе», чаще гибнут, тогда как более приспособленные чаще выживают и оставляют потомство. «Переживание наиболее приспособленных» Дарвин назвал естественным отбором. Поскольку отбор происходит в каждом поколении каждой популяции каждого вида, в чреде поколений организмы меняются, в результате чего возникают новые виды, что в течение больших, геологических, периодов времени приводит к формированию таксонов высокого ранга.

Таким образом, согласно дарвинизму, эволюция представляет собой процесс адаптации организмов к условиям окружающей среды, причем приспособленность является результатом эволюции. Единицей же эволюции является группа особей — популяция. Только в группе особей может происходить естественный отбор.

Надо подчеркнуть, что все факторы эволюции, постулированные Дарвином, и взаимодействия этих факторов реальны и поддаются изучению. Этим подход Дарвина принципиально отличается от подхода Ламарка.

## Теории эволюции

К семидесятым годам XIX в. эволюционная концепция развития жизни стала в Европе практически общепризнанной, но дарвиновскую теорию эволюции безоговорочно принимали только немногие ученые. До возникновения генетики, соматическая индукция, то есть возникновение наследственных изменений в результате изменения физиологии родителей под действием факторов среды, представлялась реально существующим механизмом наследственности. Следовательно ничто не мешало признанию наследования «благоприобретенных свойств», что возродило интерес к теории Ламарка.

На основе законов Ламарка сложилось направление, обычно называемое ламаркизмом или неоламаркизмом, а более точно — эктогенезом. Эктос — внешний (греч.), эктогенез — эволюция под действием внешних сил. В рамках этого направления эволюция рассматривается как адаптивный процесс, основанный на всеобщем свойстве живых существ — «наследовании благоприобретенных свойств» (признаков). Следовательно, приспособленность рассматривается как причина, а не результат эволюции. Единицей же эволюции, т. е. наименьшей эволюирующей системой, в рамках эктогенеза является потомство родителей, которые передали своим потомкам результаты «упражнения или неупражнения органов», то есть череда поколений.

При всей внешней простоте и привлекательности принципа наследования благоприобретенных признаков, ни одна из попыток экспериментально доказать его существование не увенчалась успехом. В самом начале XX в. А. Вейсман отрезал хвосты мышам в течение двадцати поколений подряд, однако короткохвостую породу мышей таким способом получить не удалось. В период господства мичуринской биологии (1948—1965 гг.) академик Т. Д. Лысенко утверждал, что посредством яровизации — охлаждения проростков семян пшеницы — удалось превратить Triticum vulgare — мягкую пшеницу в другой вид — Triticum durum — твердую пшеницу. Как и в ряде других случаев, и не только связанных с Лысенко, эти опыты оказались подтасовкой.

На основе представления Ламарка о стремлении организмов к совершенству (теория градации), как неотъемлемом свойстве всего живого, сформировалось другое направление эволюционизма, называемое ортоламаркизмом, ортогенезом или, чаще, автогенезом. Ортос (греч.) — прямой, ортогенез — эволюция без дивергенции. Авто(Auto)генез — саморазвитие. В рамках этого подхода наследование благоприобретенных признаков заменено способностью адекватно реагировать на любые обстоятельства не под действием этих обстоятельств, а в ответ на них. Единицей эволюции в автогенезе также является череда поколений.

В последние десятилетия XX в. автогенетические представления были очень популярны среди отечественных антидарвинистов. Этому способствовало то, что наиболее разработанная автогенетическая теория — теория номогенеза — «развития по твердым законам», была создана русским замечательным биологом академиком Л. С. Бергом (1922), и затем поддержана талантливыми полемистами — энтомологом проф. А. А. Любищевым и крупным палеоботаником проф. С. В. Мейеном. Публикации по проблемам автогенеза теперь редки, но сторонники этих взглядов существуют.

Третье направление эволюционизма возникло в ранний период развития генетики и получило название мутационизма. Его основатель Г. де Фриз (1848–1935) предположил, что эволюция происходит путем возникновения мутаций — редких скачкообразных изменений наследственности, каждое из которых сразу создает новый биологический вид. Эволюция была приравнена к изменчивости. Де Фриз работал с ослинником Ламарка (Oenothera lamarciana), у которого он выделил несколько форм, не расщеплявшихся по Менделю в последующих поколениях. Позднее было показано, что эти формы являются результатом не мутаций, а выщепления рецессивных гомозигот по нескольким аллелям, определяющим сложные полигенные признаки. В дальнейшем неоднократно высказывались мнения, что эволюция происходит путем более или менее крупных наследственных изменений, создающих либо новые виды, либо «многообещающих уродов» — родоначальников таксонов высокого ранга (Р. Гольдшмидт, 1940). Иногда и в современной генетической литературе можно встретить похожие представления, согласно которым эволюция происходит не на основе, а посредством наследственных изменений. Для мутационизма характерно такое же, как в предыдущих концепциях, представление о чреде поколений, как единице эволюции, а также отсутствие обсуждения вопроса об адаптивности наследственных изменений. Обычно молчаливо признается, что макромутации адаптивны, либо, что «многообещающие уроды» случайно попадают в подходящие условия среды, к которым они преадаптированы.

Мутационная теория эволюции в первоначальном виде утратила свое значение тогда, когда выяснилось, что мутации возникают часто, а рецессивные мутации накапливаются в генофонде популяции, являясь основой генетической комбинаторики. Однако, сальтационные (saltum — скачок) теории видообразования возникают вновь и вновь (см. 6.3.5).

Основные черты четвертого направления эволюционной мысли, получившего название дарвинизма, неодарвинизма или селектогенеза, изложены выше. Термин «дарвинизм», как и аналогичный термин «ламаркизм», возникли в ходе обсуждения этих теорий. В биологию термин «дарвинизм» был введен в 1889 г. А. Уоллесом (1823—1913), который одновременно с Ч. Дарвином понял значение для эволюции естественного отбора. Признавая то, что Дарвин гораздо полнее и глубже чем он разработал

теорию эволюции, Уоллес назвал свою книгу «Дарвинизм, изложение теории естественного отбора и некоторых из ее приложений».

Создателем термина «селектогенез» (от английского selection — отбор и латинского genesis — происхождение, развитие) был А. А. Любищев — один из наиболее ярких антидарвинистов новейшего времени. Автору этих строк термин «селектогенез» представляется более предпочтительным по следующим причинам: во-первых, он четко указывает на смысловое ядро этой теории; во-вторых, со времени первого издания «Происхождения видов...» прошло без малого 150 лет. За это время теория эволюции существенно изменилась. Термин «дарвинизм» стал данью традиции и привычке. Однако, поскольку селектогенез является господствующей теорией, а термин «дарвинизм» общеупотребителен, полностью отказаться от него не представляется возможным.

Дальнейшее развитие эволюционной теории и во многом развитие генетики в первой половине XX в. привело к обоснованию двух положений современной теории эволюции.

Первопричиной генетической изменчивости считаются мутации — случайное и не адаптивное изменение генов. Вновь возникающие мутации обычно рецессивны. Поэтому они не подвергаются естественному отбору, а сохраняются и накапливаются в генотипах особей, составляющих популяцию. Это положение впервые обосновал С. С.Четвериков (1880—1959), который, в своей знаменитой статье «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» (1926 г.) показал, что «популяция впитывает мутации, как губка впитывает воду». У двуполых организмов в процессе размножения происходит комбинирование генов, в том числе и содержащих вновь возникшие мутации. Именно комбинативная изменчивость создает уникальность генотипов каждой особи и, тем самым, уникальность генофонда, т. е. разнообразия генов свойственное каждой данной популяции.

Популяции вида более или менее обособленны, репродуктивно изолированы друг от друга. Скрещивание особей внутри популяции происходит чаще, чем скрещивание между особями разных популяций. Это обуславливает своеобразие генофонда каждой популяции. Уникальность генофонда позволяет считать популяцию наименьшей, т. е. элементарной единицей эволюции. Естественный отбор действует внутри популяций, а уникальность генофонда каждой из них приводит к тому, что в разных популяциях отбираются разные комбинации генов. Такой подход позволяет свести рассмотрение эволюции к анализу частот генов в генофонде в зависимости от интенсивности мутационного процесса, взаимодействий между генами, степени изоляции и величины популяции, интенсивности естественного отбора и т.д.

Изучение генетики популяции в природе и лаборатории многими замечательными учеными: Холдейном (1892 — 1964), Фишером (1890 — 1962),

Райтом (1900—1981), Добжанским (1900—1975), Дубининым (1907—1998), и другими, было подытожено в книге Дж. Хаксли «Эволюция, современный синтез» (J. Huxley «Evolution, the modern synthesis, 1942»). От заглавия этой книги и произошло название «Синтетическая теория эволюции» (СТЭ). Многие положения синтетической теории эволюции, объединившей данные генетики с классическим дарвинизмом, не утратили своего значения и в настоящее время.

## Определение эволюции

Чаще всего эволюцию определяют как «историческое развитие живой природы». Однако, историческое развитие свойственно и неживой природе, например, литосфере Земли, Солнечной системе или Галактике, а уточнение «живой природы» не позволяет выявить специфичность биологической эволюции по сравнению с эволюцией любых других систем. В отличие от небиологических систем, биологическим свойственна приспособленность к условиям существования. Адаптивность — отличительное свойство именно биологической эволюции. Как показал еще Ч. Дарвин, приспособленность представляет собой результат эволюции. Второе отличие биологической эволюции от эволюции любых других систем состоит в том, что она происходит при смене поколений. Исходя из сказанного, можно сформулировать следующее определение: **биологическая эволюция — это происходящий в чреде поколений процесс приспособления биологических систем к условиям окружающей среды**. Однако, надо подчеркнуть, что это определение неприменимо к многовидовым сообществам — биоценозам (экосистемам), не имеющим смены поколений.

## Механизм эволюции

В 1960 г. академик И. И. Шмальгаузен сформулировал представление об эволюции, как об авторегуляторном процессе, основанном на обратной связи. Эта модель дает наиболее наглядное представление о механизме эволюции и ее факторах — движущих силах. Поэтому с нее удобно начать рассмотрение микроэволюции. Микроэволюция — это условно выделяемый раздел теории эволюции, рассматривающий процессы, протекающие на уровне популяций, начиная с механизмов формирования изменчивости, в первую очередь наследственной, до возникновения нового вида.

В любой авторегуляторной системе выделяются два блока: управляющий блок — регулятор и регулируемый блок — объект управления. В качестве регулируемого блока, элементарной единицы эволюции рассматривается

популяция — группа гетерозиготных особей, принадлежащих к одному виду (Иогансен, 1908). Рассмотрение популяции, как элементарной единицы эволюции, обусловлено тем, что отбор — переживание и размножение наиболее приспособленных, может действовать только в группе особей (особь является единицей отбора). Поскольку эволюция адаптивна, регулятором является среда, в которой обитает данная популяция, и к условиям которой она вынуждена приспосабливаться. Среда, в которой происходят эволюционные преобразования популяции, — это биогеоценоз.

Популяция меняется от поколения к поколению на основе генетической изменчивости, передаваемой по каналу прямой связи. Этот канал действует на молекулярно-генетическом уровне: генетическая информация записана последовательностями нуклеотидов ДНК. Канал обратной связи действует на фенотипическом уровне. На основе информации, передаваемой по этому каналу, биогеоценоз «узнает» о том, насколько популяция соответствует условиям регулятора. Таким образом, в элементарном эволюционном авторегуляторном цикле происходят две перекодировки информации. Первая из них — превращение генетической информации в фенотипическую. Она происходит в процессе онтогенеза каждого следующего поколения популяции.

Особи этого следующего поколения, начиная с момента образования зиготы, прямо или опосредованно вступают во взаимодействие с окружающей средой. Если ранние стадии онтогенеза животного защищены материнским организмом (внутриутробное развитие), взаимодействия эмбриона с окружающей средой опосредованно физиологическим состоянием матери. Если яйца откладываются во внешнюю среду, то эмбрион защищен только яйцевыми оболочками и питательными веществами. У растений и грибов раннее развитие защищено обычно слабее, чем у животных. У протистов и прокариот дочерние клетки взаимодействуют с окружающей средой также, как родительские. В любом случае, с момента оплодотворения и до смерти организмы каждого поколения участвуют в борьбе за существование.

Борьба за существование — процесс взаимодействия организмов с окружающей средой, является каналом обратной связи. На основе успеха или неуспеха особей популяции в процессе их экологических взаимодействий с факторами среды, то есть гибели или устранения от размножения менее приспособленных, и выживания и размножения более приспособленных, биоценоз «узнает» о том, насколько приспособлена данная популяция, то есть насколько эффективна регуляция ее состава. Из сказанного следует, что естественный отбор — дифференциальное выживание и размножение и есть процесс регуляции.

Размножение организмов, прошедших естественный отбор — вторая перекодировка информации, перевод ее с языка фенотипов на язык нуклеотидных последовательностей ДНК (рис. 1). Изложенная модель представляет

собой переизложение в понятиях кибернетики дарвиновской концепции движущих сил эволюции. Шмальгаузен добавил, по сути дела, только два, хотя и очень существенных момента. Первый из них — само представление об авторегуляторности эволюционного процесса. Эволюция — не только самодвижущийся, но и саморегулирующийся процесс. Второй — выраженное в неявной форме введение четвертого фактора эволюции — генетической изоляции. Для того, чтобы популяция могла участвовать в авторегуляторном цикле как самостоятельная единица, она должна быть обособлена от других популяций того же вида. В противном случае генетические изменения, происходящие в процессе естественного отбора, не будут эффективны. Эмиграция особей из данной популяции и иммиграция в нее особей из других популяций, в результате их скрещивания с особями данной популяции, приведет к разрушению сочетаний генов, адаптивных к тем условиям среды, в которых обитает данная популяция. Впрочем, само представление о популяции, подразумевает ее обособленность от других частей вида.

Не останавливаясь на более детальном рассмотрении модели: количестве информации в каналах прямой и обратной связи и следствиях информационного подхода к анализу микроэволюции, надо отметить, что изложенная модель приложима к любому поколению любой популяции каждого вида. Различия конкретных ситуаций обусловлены только спецификой таксонов и их отношений с окружающей средой. Вместе с тем изложенная модель позволяет рассматривать каждый компонент авторегуляторного цикла, не упуская из виду то, что эти компоненты связаны в единую систему.

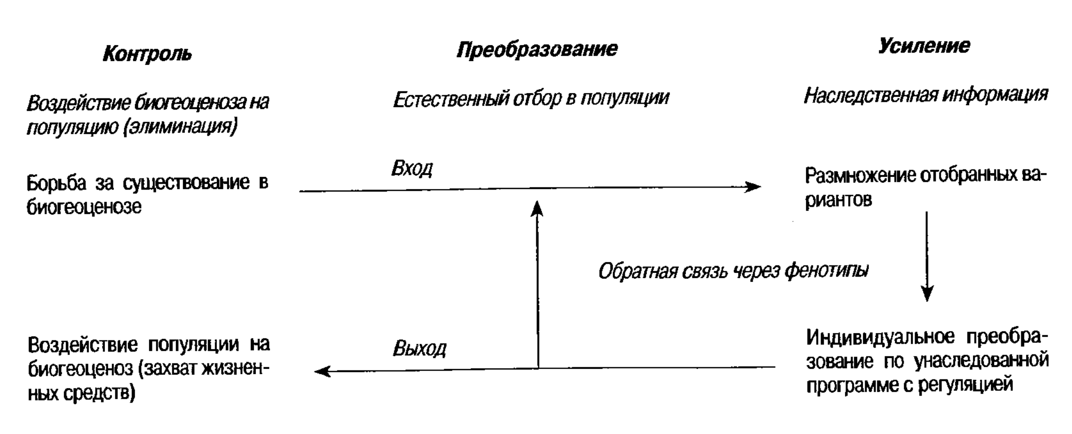



**Рис. 1.** Эволюция, как авторегуляторный процесс (из Шмальгаузена, 1968)

Раздел I

# ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИИ

Глава 1

## Генетические основы эволюции

Функциональной единицей наследственной информации является ген — комплекс нуклеотидов, кодирующих одну полипептидную цепь. Часто также пользуются упрощенным определением: «один ген — один белок», что не всегда верно. Существуют не только структурные гены, кодирующие белки, но и регуляторные, отвечающие за процессы транскрипции и трансляции генетической информации и гены, кодирующие транспортные РНК. Минимальный набор генов, содержащий всю наследственную информацию данного организма, называется *геномом*. В несколько упрощенной интерпретации геном — это все гены, находящиеся в ДНК прокариот, ДНК или РНК вирусов, а также в гаплоидном наборе хромосом эукариот. Диплоидный или полиплоидные наборы генов, содержащиеся в хромосомах эукариот, называются *генотипом*. Генотип — вся наследственная информация организма. На основе этой информации в каждом поколении формируются фенотипы. Фенотип — вся совокупность признаков организма за исключением его генетической информации. В генотипе эукариот не все гены влияют на признаки фенотипа.

Нужно учитывать нелинейность и неоднозначность соотношения генотип — фенотип. Как при сходных генотипах организмы могут иметь различающиеся фенотипы, так и одинаковые, то есть внешне сходные фенотипы могут формироваться на основе разных генотипов. Каждый из генов организма влияет на особенности фенотипического проявления не одного, а многих признаков (явление плейотропии). Кроме того, любой

признак фенотипа определяется не одним, а многими генами (явление полигении), причем эффект, оказываемый этими генами на фенотипическое проявление признака, неаддитивен — не является простой суммой эффектов каждого из этих генов. Эта ситуация частично объясняется межгенными взаимодействиями. Говоря о взаимодействии генов, необходимо учитывать их характер и природу. Взаимодействие генов может быть как непосредственным, когда один участок ДНК влияет на свойства другого (например, работа энхансеров или явление эффекта положения), так и опосредованным, когда влияние осуществляется через продукты экспрессии генов, т. е. через белки или РНК, что встречается гораздо чаще (например, регуляция транскрипции, эпистатические взаимодействия и т. д.). К межгенным взаимодействиям часто относят также аллельные отношения доминантности — рецессивности. *Аллелями* называются гомологичные гены, расположенные в разных хромосомах, и по-разному экспрессирующиеся в фенотипе. Обычно доминантным является аллель «дикого типа», т. е. аллель, определяющий нормальное развитие признаков фенотипа. Иногда доминантными бывают и вновь возникающие мутации, хотя, как правило, они рецессивны. Рецессивность может меняться в очень широких пределах от промежуточного наследования, через кодоминирование (полудоминантный = полурецессивный аллель), до отсутствия какого-либо влияния на фенотип.

У эукариот наследственная информация не исчерпывается той, которая содержится в ядерной ДНК. Митохондрии и пластиды имеют собственный геном, также влияющий на формирование признаков фенотипа. Содержащаяся в геноме органоидов наследственная информация передается только по материнской линии. Изучение коэволюции ядерного генома и генома органоидов эукариотической клетки — одна из наиболее интересных задач современной молекулярной генетики (геномики).

## 1.1. Генетическая изменчивость

Мутация — событие достаточно редкое. При делении клеток эукариот новые мутации возникают с частотой 1 мутация на $3 \cdot 10^{-4}$ — $3 \cdot 10^{-12}$ пар нуклеотидов. Это означает, что на геном человека, состоящий приблизительно из $3 \cdot 10^{12}$ пар нуклеотидов, при каждом делении клеток происходит примерно три мутации. Мутации возникают, в основном, в результате действия двух причин: спонтанных ошибок репликации последовательности нуклеотидов и действия различных мутагенных факторов, вызывающих ошибки репликации. Мутации, вызванные действием мутагенов, называют индуцированными, в отличии от спонтанных мутаций, происходящих при случайных ошибках действия ферментов, обеспечивающих

репликацию, или (и) в результате тепловых колебаний атомов в нуклеотидах. В естественных условиях, когда причины возникновения мутаций неизвестны, все они считаются спонтанными.

Мутации не направлены и случайны. Случайность мутаций означает, что нарушение структуры ДНК может возникнуть в любом сайте. Подбором доз ионизирующей радиации или химических мутагенов можно сузить спектр мутаций, но нельзя получить заранее заданное единичное изменение. Единичные, точно локализованные мутации получают методами генетической инженерии. Не направленность мутаций подразумевает несоответствие изменений фенотипа мутантных организмов условиям их существования.

Поскольку мутация может возникнуть в любом сайте, чем меньше в ДНК сайтов, несущих генетическую информацию, тем больше вероятность, что мутация произойдет не в транслируемой, а в молчащей ДНК. У эукариот количество ДНК на клетку на 2—3 порядка больше, чем у прокариот, и колеблется в очень широких пределах. У хвостатых амфибий количество ДНК достигает 168 пикограмм (п. г.) на клетку. У некоторых костистых рыб — всего 1 п. г., у человека — 6 п. г. Большая часть ДНК не транслируется. Точная доля молчащей ДНК неизвестна, однако, сравнение количества ДНК прокариот и эукариот, амфибий с рыбами и человеком указывает на то, что она очень велика. Часто молчащую ДНК называют эгоистической. Основанием этой оценки служит то, что на ее репликацию тратятся энергия и ферменты репликации, но она не несет информации о структуре белков или регуляции последовательности процессов метаболизма.

Однако В. Н. Патрушев (2000) убедительно обосновал представление о том, что молчащая ДНК служит «ловушкой» мутаций, защищая тем самым и генеративные и соматические клетки от их вредного влияния. Этот вывод основан на количественной оценке частоты возникновения мутаций и деления клеток многоклеточного организма. Зная размер генома, частоту неиндуцированных мутаций, и учитывая число делений клеток, начиная с первого деления зиготы, можно рассчитать количество клеток, содержащих хотя бы одну мутацию. Так, у взрослого человека должно быть $10^{15}$ «мутантных» клеток, то есть не было бы здоровых соматических клеток. Однако, поскольку количество молчащей ДНК в 100—1000 раз больше количества генетически значимой, львиная доля вновь возникающих мутаций приходится на нуклеотиды, не несущие генетической информации. Это и является мощнейшим средством защиты генома.

Известно, что большинство вновь возникающих мутаций рецессивны. Поэтому, диплоидный (или полиплоидный) генотип эукариот защищает фенотип от эффекта экспрессии мутантных генов.

В этом состоит одно из кардинальных различий механизмов эволюции прокариот и эукариот. У прокариот каждая мутация проявляется в фенотипе и за адаптацию прокариоты платят колоссальной гибелью потенциально

бессмертных клеток — организмов. Подсчитано, что если бы клетки холерного вибриона не гибли, то за 1,6—1,7 суток потомство одной такой клетки представляло бы собой биомассу равную $2 \cdot 10^{25}$ г. У эукариот геном защищен, что имеет решающее значение для существования многоклеточных организмов. Однако, рецессивность генеративных мутаций служит основой формирования генофонда популяций, то есть создает материал эволюции, с которым работает отбор.

Все вышеизложенное основано на данных молекулярной генетики. Однако, отбор, как искусственный, так и естественный идет по фенотипам. Поэтому целесообразно использовать оценки частоты мутирования, не только по данным молекулярной генетики (более точным), но и по данным классической генетики. Последние основаны не на оценках частоты мутаций как таковых, а на оценках частоты мутаций, проявляющихся в фенотипе в гомо- или гетерозиготном состоянии.

Частота мутаций, оцениваемая по фенотипическим проявлениям, колеблется в очень широких пределах, от $1 \cdot 10^{-4}$ до $3 \cdot 10^{-9}$. Эти различия обусловлены и таксономическими (эволюционными) различиями исследованных объектов, и особенностями мутантных генов данного вида (табл. 1). Для простоты обычно принимают, что средняя частота мутирования составляет $1 \cdot 10^{-6}$, то есть одна мутация на 1 млн генов. Этой цифрой часто пользуются в математических моделях популяционной генетики. Редкость каждой отдельной мутации не означает редкости генеративных мутаций в пересчете на геном. Например, принимая среднюю частоту мутирования у *Drosophila melanogaster* $1 \cdot 10^{-5}$ и предполагая, что геном этого вида (1n) содержит $10^4$ структурных генов, частота мутирования на генотип (2n) составит $2 \cdot 10^4 \cdot 10^{-5} = 0{,}2$, то есть каждая пятая муха несет новую мутацию. Этот расчет вполне сопоставим с оценками реальных частот мутаций дрозофилы, полученным генетическим анализом. По данным, приведенным Дубининым (1970), в Х-хромосоме возникает за поколение 0,15 % новых летальных мутаций, а во второй и третьей хромосомах около 0,5 % леталей. Летали легко выявляются, так как в гомозиготном состоянии их частота равна смертности мух. Остальные мутации не учитывались. Следовательно, любая популяция испытывает постоянное и довольно сильное давление мутационного процесса.

Помимо спонтанных мутаций существуют и так называемые индуцированные мутации. Индуцированный мутагенез вызывают как физические, так и химические мутагенные факторы. К физическим относятся ионизирующая радиация, рентгеновское и ультрафиолетовое излучения, температурные воздействия. Химические мутагены чрезвычайно разнообразны. Любое вещество, способное непосредственно или опосредованно повлиять на структуру нуклеиновых кислот, ферменты репликации или транскрипции, или нарушить системы репарации ДНК, является мутагеном.

*Таблица 1*

**Темп мутирования некоторых генов у различных организмов**

| Организм и приз | Число мутаций на один геном за одно поколение |
|---|---|
| ***Бактериофаг12*** | |
| Круг хозяев | $3 \cdot 10^{-9}$ |
| Подавление лизиса | $1 \cdot 10^{-8}$ |
| ***Escherichia coli (бактерия)*** | |
| Устойчивость к стрептомицину | $4 \cdot 10^{-10}$ |
| Зависимость от стрептомицина | $1 \cdot 10^{-9}$ |
| Устойчивость к фагу Т1 | $3 \cdot 10^{-9}$ |
| Сбраживание лактозы | $2 \cdot 10^{-7}$ |
| ***Salmonella typhimurium (бактерия)*** | |
| Независимость от триптофана | $5 \cdot 10^{-8}$ |
| ***Chlamydomonas reinhardi (водоросль)*** | |
| Устойчивость к стрептомицину | $1 \cdot 10^{-6}$ |
| ***Neurospora crassa (гриб)*** | |
| Независимость от аденина | $4 \cdot 10^{-8}$ |
| Независимость от инозита | $8 \cdot 10^{-8}$ |
| ***Zea mays (кукуруза)*** | |
| «Ссохшиеся» зерна | $1 \cdot 10^{-6}$ |
| Фиолетовые зерна | $1 \cdot 10^{-5}$ |
| ***Drosophila melanogaster (плодовая мушка)*** | |
| Электрофоретические изменения | $4 \cdot 10^{-6}$ |
| Белые глаза | $4 \cdot 10^{-5}$ |
| Желтое тело | $1 \cdot 10^{-4}$ |
| ***Mus musculis (мышь)*** | |
| Коричневая окраска шерсти | $8 \cdot 10^{-6}$ |
| Пегая окраска шерсти | $3 \cdot 10^{-5}$ |
| ***Homo sapiens (человек)*** | |
| Хорея Гентингтона | $1 \cdot 10^{-6}$ |
| Отсутствие радужной оболочки глаза | $5 \cdot 10^{-6}$ |
| Ретинобластома (опухоль сетчатки глаза) | $1 \cdot 10^{-5}$ |
| Гемофилия А | $3 \cdot 10^{-5}$ |
| Ахондроплазия (карликовость) | $4 \cdot 10^{-5}$—$8 \cdot 10^{-5}$ |
| Нейрофиброматоз (опухоль нервной ткани) | $2 \cdot 10^{-4}$ |

Мутагенное действие ионизирующей радиации и электромагнитного излучения обусловлено возбуждением атомов, составляющих молекулу ДНК, в результате чего происходят разрывы ковалентных и (или) водородных связей. Действие физических мутагенов подчиняется правилу «доза — эффект». Чем выше доза облучения, тем больше возникает мутаций. Это правило выдерживается как при усилении интенсивности облучения, так и при увеличении его продолжительности без увеличения интенсивности. Поэтому предельно допустимые концентрации радиоактивного облучения имеют значения только с точки зрения их патогенного, но не мутационного эффекта.

Среди экзогенных, по отношению к организму, химических мутагенов выделяют несколько классов веществ, непосредственно нарушающих структуру нуклеиновых кислот. Мутации часто вызывают алкилирующие агенты, например, иприт $S(CH_2CH_2Cl)_2$ и его производные. Эти вещества производят неферментативный перенос алкильных групп на биологические макромолекулы, например, алкилируют кислород в шестой позиции в гуанине и в четвертой позиции в тимине и ряд атомов азота в пуринах и пиримидинах. Подобные мутации обычно репарируются. Поэтому прямая зависимость между количеством мутагена и частотой мутаций в данном случае отсутствует.

Одним из классов мутагенов, имеющих опосредованное действие, являются нитриты, накапливающиеся в овощах при передозировке азотных удобрений. В организме нитриты ($KNO_2$ и $NaNO_2$) превращаются в азотистую кислоту $HNO_2$, которая дезаминирует гуанин до ксантина, аденин до гипоксантина, цитозин до урацила. Соединение урацила с аденином в двойной спирали ДНК приводит к транзиции GC → AT, а гипоксантин вызывает транзицию AT → GC. Это не возвратная мутация, т. к. такой транзиции может подвергнуться любая пара оснований. Ксантин не спаривается ни с одним нуклеотидом. Возникает «пробел» в антипараллельной цепи ДНК, что считается летальной мутацией. Мутагенной активностью обладают многие пероксиды и свободные радикалы, возникающие как при экзогенных, так и при эндогенных нарушениях метаболизма. Особенно активны свободные радикалы кислорода, возникающие при восстановительных реакциях. Это гидроксилы, супероксид и синглетный кислород. Следует добавить, что источником мутагенов служит метаболизм микрофлоры, присутствующей в организмах многоклеточных. Показано, что ряд промежуточных соединений, возникающих при бактериальном метаболизме желчных кислот, холестерина и аминокислот, вызывают мутации.

Таким образом, любой организм находится под постоянным действием множества мутагенных факторов. Поэтому и многоклеточным, и одноклеточным организмам чрезвычайно важна защита от мутаций. Важна она и прокариотам, так как возникающие мутации в более или менее стабильных условиях снижают их приспособленность. Редкость возникновения мутаций — следствие не отсутствия вызывающих их воздействий, а выработавшихся в процессе

эволюции защитных механизмов. Существует ряд систем, защищающих организм от мутаций. Эти системы достаточно автономны друг от друга и действуют по принципу — если не сработает одна, то сработает другая.

Наиболее известны системы репарации мутационных нарушений, возникающие при транскрипции и трансляции, работающие в клетках как прокариот, так и эукариот (фотореактивация, отщепление метильной группы, SOS репарация, действие ферментов — лигаз и т. д.). Системы репарации защищают клетки от многих мутаций, но не могут сделать этого по меньшей мере в двух случаях: если не распознают мутации в цепочке ДНК, и если мутация поражает саму систему репарации. Во втором случае частота мутаций резко возрастает. В эпоху, предшествовавшую молекулярной генетике, считалось, что существуют «гены-мутаторы», усиливающие мутагенез. Теперь пишут о «мутаторном фенотипе», возникающем в результате мутаций генов, ответственных за системы репарации.

Не так давно было показано (Галактионов, 1995), что специфический иммунитет высших животных, системы Т и В лимфоцитов, точно распознающие чужеродные белки и уничтожающие клетки — источники этих белков (антигенов), служит не только для защиты от бактериальной инфекции, но и от мутантных клеток собственного организма.

К механизмам, защищающим организм от мутаций, можно отнести также вырожденность генетического кода. Синонимические мутации, то есть мутации, превращающие один кодон в другой, кодирующий ту же аминокислоту, не влияют на структуру белков и, таким образом, являются нейтральными мутациями. Кроме того, целый ряд мутаций, приводящих к замене аминокислот в полипептидных цепях, не влияют на конформацию и функциональные свойства белковых молекул. Такие заметы и вызывающие их мутации называются селективно-нейтральными. Например, β-цепи гемоглобина человека и лошади различаются 17 аминокислотными заменами, не влияющими на сродство гемоглобина к кислороду.

Мутационная изменчивость является основным источником генетической изменчивости у прокариот, обладающих гаплоидным набором генов. У них, вновь возникающие мутации сразу проявляются в фенотипе, а на фенотипическое выражение мутаций влияют межгенные взаимодействия и эпигеномные взаимодействия белков — продуктов экспрессии генов. У эукариот, обладающих диплоидным и полиплоидным генотипами, решающее значение имеет комбинативная изменчивость.

В результате объединения гамет родителей, в генотипах потомков комбинируются разные аллели, в том числе, вновь возникшие мутации, тандемные повторы, возникающие в результате кроссинговера и передислокации мобильных генетических элементов. Вторым источником комбинирования генов является равный кроссинговер. Новые сочетания генов приводят к новым, отсутствовавшим у родителей, признаков фенотипов потомков.

Примером возникновения нового признака в результате комбинирования генов может служить возникновение ореховидного гребня у кур вследствие комбинирования двух диаллельных генов (рис. 2).

У организмов, размножающихся половым путем, разнообразие комбинирующихся генов во много раз превосходит разнообразие, создаваемое мутационной изменчивостью. Количество возможных комбинаций генов отражает количество генетических классов зигот во втором поколении. Его описывает формула:

$\left[\frac{r(r+1)}{2}\right]^n$, где *r — число аллелей в каждом локусе*, а *n — число гетерозиготных локусов.*

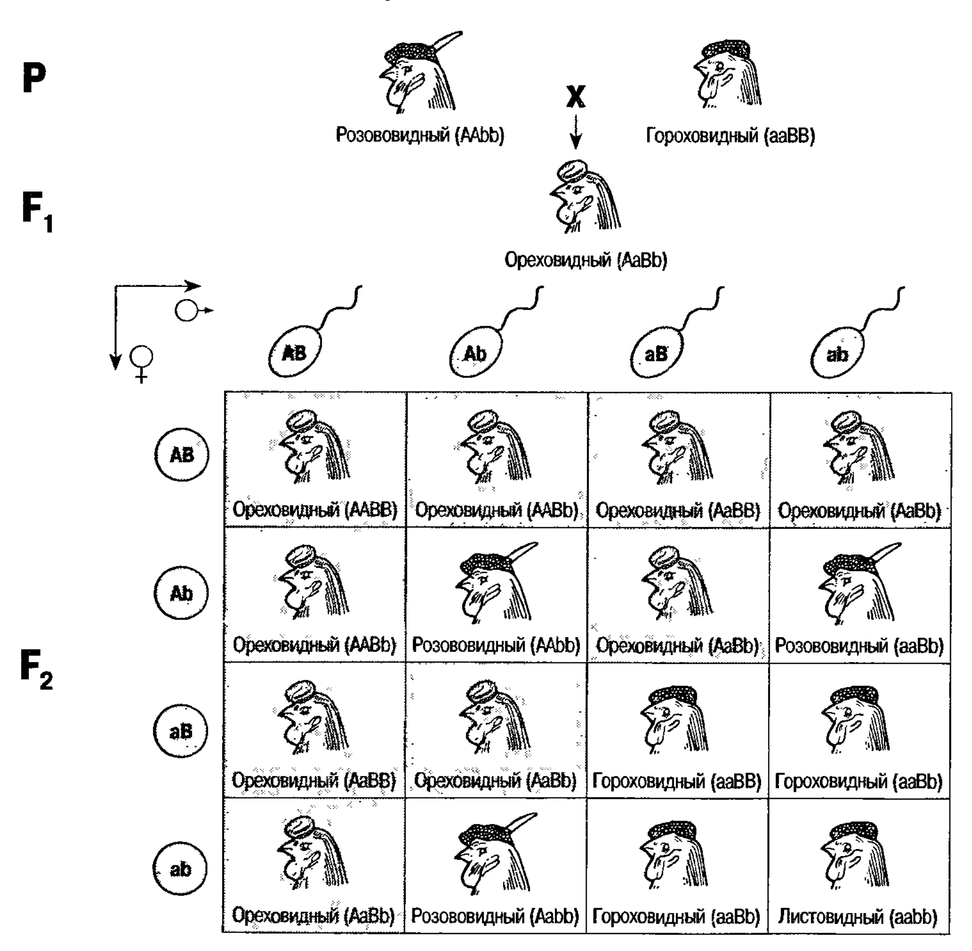



**Рис. 2.** Наследование формы гребня у кур при взаимодействии двух генов (по Лобашеву, 1969)

Считая, по данным на 1999 год, численность человечества $6 \cdot 10^9$ и предполагая диаллельными всего 100 из приблизительно 30 тыс. структурных генов генома человека, получим

$$\left[\frac{2(2+1)}{2}\right]^{100} = 3^{100}$$

возможных комбинаций генов, то есть величину на два порядка превосходящую численность человечества. Таким образом, комбинирование генов является основным источником наследственной изменчивости эукариот.

## 1.2. Генофонд

Генофонд популяции — совокупность генотипов всех особей, составляющих популяцию, включающая все разнообразие генов этой популяции. Сумма генофондов популяций составляет генофонд вида. Межпопуляционные различия (своеобразие генофонда каждой из популяций) определяются не только набором и частотами аллелей генов, составляющих генотипы особей, но и особенностями межгенных взаимодействий, обусловленными сочетанием этих аллелей в генотипах. Новые аллели появляются в генотипах за счет мутаций. Поскольку большинство вновь возникших аллелей рецессивны, они не проявляются в фенотипе, но сохраняются в гетерозиготном состоянии в чреде поколений, внося вклад в создание генетического разнообразия популяции. Основатель популяционной генетики С. С. Четвериков (1926) писал, что «популяция впитывает мутации, как губка впитывает воду». На рис. 3

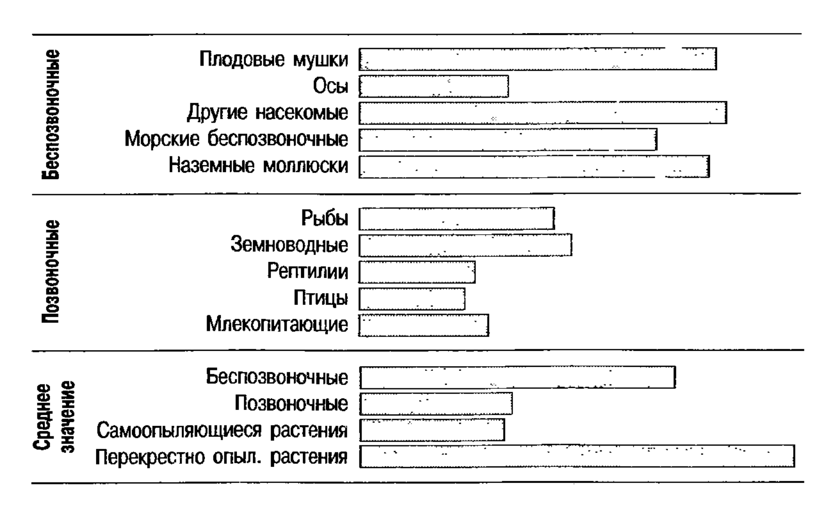



**Рис. 3.** Средняя гетерозиготность в генофондах разных таксонов (из Инге-Вечтомова, 1989)

приведены обобщенные данные по уровням гетерозиготности в разных таксонах многоклеточных. Из них следует, что уровень гетерозиготности варьирует в очень широких пределах.

Рецессивные мутации не единственный источник формирования разнообразия генофонда. Как уже сказано, не менее важную роль играет комбинативная изменчивость. При половом размножении случайное комбинирование гамет и кроссинговер обеспечивают уникальность комбинации аллелей, составляющих генотип каждой особи.

Таким образом, среди организмов, размножающихся половым путем, нет двух особей, обладающих идентичными генотипами. Исключением из этого правила до последнего времени считались однояйцевые (монозиготные) близнецы. Однако, показано, что и они генетически не вполне идентичны.

***Правило Харди-Вайнберга***

Одной из характеристик популяционного генофонда, позволяющих сравнивать генофонды популяций одного вида, может служить анализ изменения концентрации аллелей того или иного гена. Для того, чтобы понять при каких условиях концентрация аллелей будет изменяться, рассмотрим модель «идеальной» популяции, которую создали английский математик Харди и немецкий врач Вайнберг. Они независимо друг от друга вывели в 1908 г. уравнение, описывающее динамику двух аллелей в менделевской панмиктической популяции. Менделевской называется популяция организмов, с наследованием признаков, подчиняющемся законам Менделя, а панмиктической — популяция, в которой равновероятно скрещивание любых двух особей разных полов.

Правило (закон) Харди-Вайнберга иногда сравнивают с первым законом Ньютона. Подобно тому, как первый закон механики гласит, что «физическое тело сохраняет состояние покоя или равномерного прямолинейного движения до тех пор, пока внешние силы не изменят это состояние», закон Харди-Вайнберга гласит, что **«в большой панмиктической популяции, при отсутствии возмущающих воздействий, как то: повторное мутирование данного гена, отбор или избирательная миграция (т. е. при отсутствии привнесения или убыли аллеля) концентрация аллелей из поколения в поколение остается неизменной»**.

В простейшем случае правило Харди-Вайнберга для двух аллелей можно проиллюстрировать решеткой Пеннета (рис. 4). Частоты аллелей $p$ — доминантного и $q$ — рецессивного $0{,}49+0{,}42+0{,}09=1$ в буквенном выражении $p^2+2pq+q^2=1$.

Аналогичная ситуация наблюдается для любого числа аллелей. Частоты аллелей групп крови (АВО) у людей описывает уравнение:

$$p^2+2pr+2qr+2pq+r^2+q^2=1.$$

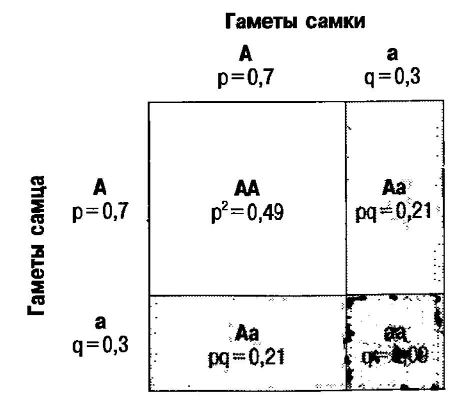



**Рис. 4.** Решетка Пеннета

В следующем поколении, при соблюдении перечисленных условий, частоты генов и генотипов не изменяются. $p_1$ — концентрация аллеля A в следующем поколении, равна $p_1=p^2+pq=p(p+q)$. Так как $p+q=1$, $p_1=p$, $q_1=q$.

На практике мы рассматриваем не объединение гамет, а случайное скрещивание особей. Самки и самцы могут быть гомозиготными и гетерозиготными по любому из двух аллелей. Обозначим частоты генотипов AA как $x$, Aa — $y$ и aa — $z$. Поскольку $x+y+z=1$ и $p+q=1$, тогда $x+0,5y=p$ и $z+0,5y=q$. Так как вероятность одновременного осуществления двух независимых событий равна произведению их вероятностей, получим частоты различных типов скрещиваний, представленных в таблице 2.

*Таблица 2*

**Соотношение частот генотипов в потомстве при скрещивании особей, обладающих двумя аллеями**

| Тип скрещиваний | Частота скрещиваний | Потомки AA | Потомки Aa | Потомки aa |
|---|---|---|---|---|
| ♀AA×♂AA | X2 | X2 | | |
| ♀AA×♂Aa | XY | 0,5XY | 0,5XY | |
| ♀AA×♂aa | XZ | | XZ | |
| ♀Aa×♂AA | XY | 0,5XY | 0,5XY | |
| ♀Aa×♂Aa | Y2 | 0,25Y2 | 0,5Y2 | 0,25Y2 |
| ♀Aa×♂aa | YZ | | 0,5YZ | 0,5YZ |
| ♀aa×♂AA | XZ | | XZ | |
| ♀aa×♂Aa | YZ | | | 0,5YZ |
| ♀aa×♂aa | Z2 | | | Z2 |

Предполагая объединение гамет при этих скрещиваниях случайным, получим приведенное в табл. 3 распределение частот генотипов следующего поколения.

*Таблица 3*

**Частоты типов скрещивания в панмиктической популяции**

| **Самки** | **Самцы** | | |
|---|---|---|---|
| | **АА**<br>*X* | **Аа**<br>*Y* | **аа**<br>*Z* |
| АА<br>X | АА×АА<br>$X^2$ | АА×Аа<br>XY | АА×аа<br>XZ |
| Аа<br>Y | Аа×АА<br>XY | Аа×Аа<br>$Y^2$ | Аа×аа<br>YZ |
| аа<br>Z | Аа×АА<br>XZ | Аа×Аа<br>YZ | Аа×аа<br>$Z^2$ |

Чтобы выяснить частоты генотипов в следующем поколении, просуммируем частоты потомков от различных типов скрещивания.

Для гетерозиготы Аа:

$$0{,}5xy+xz+0{,}5xy+0{,}5y2+0{,}5yz+xz+0{,}5yz=$$
$$=xy+2xz+yz+0{,}5y2=2x(0{,}5y+z)+y(0{,}5y+z)=$$
$$=2(x+0{,}5y)(z+0{,}5y)=2pq,$$

(поскольку $x+0{,}5y=p$, а $z+0{,}5y=q$).

Так же для АА получим $p^2$ и для аа — $q^2$. И в этом случае выдерживается неизменность уравнения Харди-Вайнберга. Подставив вместо $x$, $y$ и $z$ значения $p^2$, $2pq$ и $q^2$, можно убедиться, что концентрации генотипов остаются неизменными в каждом последующем поколении. Изменив концентрацию одного из аллелей, можно также убедиться, что новое равновесие установится в следующем поколении и в дальнейшем не изменится. Полученный результат сохраняется для случаев множественного аллелизма, множества несцепленных локусов, различий в концентрации аллелей у разных полов. В последнем случае, т. е. в случае сцепленности с полом, или в случае сцепленности аутосомных генов, равновесие Харди-Вайнберга устанавливается не за одно, а за несколько поколений.

Отклонение от правила Харди-Вайнберга свидетельствует о том, что на популяцию действует какой-либо из внешних факторов или их совокупность. Например, в результате эмиграции или иммиграции особей популяции обмениваются аллелями с другими популяциями того же вида, или произошло повторное мутирование того же гена, или по признаку, в формировании которого принимает участие данный ген, идет отбор. Однако,

сохранение равновесия не всегда свидетельствует об отсутствии действия этих факторов. Например, при половом отборе частоты аллелей могут меняться от поколения к поколению, а частоты генотипов будут удовлетворять соотношению $p^2+2pq+q^2=1$.

Из правила Харди-Вайнберга следуют два важных положения: во-первых, концентрация данного аллеля может меняться только под действием внешних по отношению к популяции факторов, влияющих на ее численность и состав; во-вторых, в популяции будут накапливаться разные аллели — разнообразие аллелей по мере мутирования будет возрастать. Это генетическое разнообразие является характеристикой генофонда и имеет огромное значение для эволюции, так как представляет собой материал для отбора.

На практике при определении концентрации аллелей какого-либо гена в изучаемой популяции признается корректным использование уравнение Харди-Вайнберга в том случае, если популяция достаточно большая, скрещивание более-менее случайно, а интенсивность отбора низка.

Такие расчеты имеют практическое значение, так как разные значения равновесных концентраций аллелей в выборках указывают на то, что исследователь имеет дело более чем с одной популяцией. Различиями частот аллелей по результатам аллозимного анализа часто пользуются для того, чтобы различать популяции рыб. Это позволяет устанавливать нормы вылова не подрывающие численности популяции. Примером различий по частотам аллелей может служить своеобразие популяций кеты Oncorhynchus keta, нерестящихся в реках о. Сахалин и Японских островов (Алтухов, 1983) (рис. 5).

Как было сказано выше, частоты аллелей меняются только под действием сил (факторов) внешних по отношению к генофонду популяции. Исключение составляет только дрейф генов — стохастические изменения концентрации аллелей, обусловленные случайностью скрещиваний в ограниченной по численности популяции.

### *Дрейф генов*

Стохастические изменения концентрации аллелей в популяциях с малой численностью были открыты Ромашовым и Дубининым (1931) и названы ими генетико-автоматическими процессами. Независимо от этих авторов то же явление было открыто Райтом (1931) и названо им дрейфом генов. В мировой литературе закрепился этот более образный и короткий термин.

Явление дрейфа генов более заметно в популяциях, с ограниченной численностью репродуктивной части составляющих их особей. Численность репродуктивной части популяции, то есть число особей, достигших половой зрелости и оставивших потомство, обычно во много раз меньше общей (включающей неполовозрелых особей) численности. Например, у водяной полевки Arvicola terrestris L. в каждом помете в среднем бывает

около 7 детенышей (от 3 до 14). За сезон полевка приносит 3—4 выводка. Детеныши, родившиеся весной, к осени приступают к размножению и успевают принести по выводку. Таким образом, потомство одной пары родителей составляет за сезон порядка 50 особей, считая внуков. Считая численность популяции постоянной, что справедливо при усреднении колебаний численности по времени, можно утверждать, что 48 зверьков из этих 50 потомков не доживают до половой зрелости.

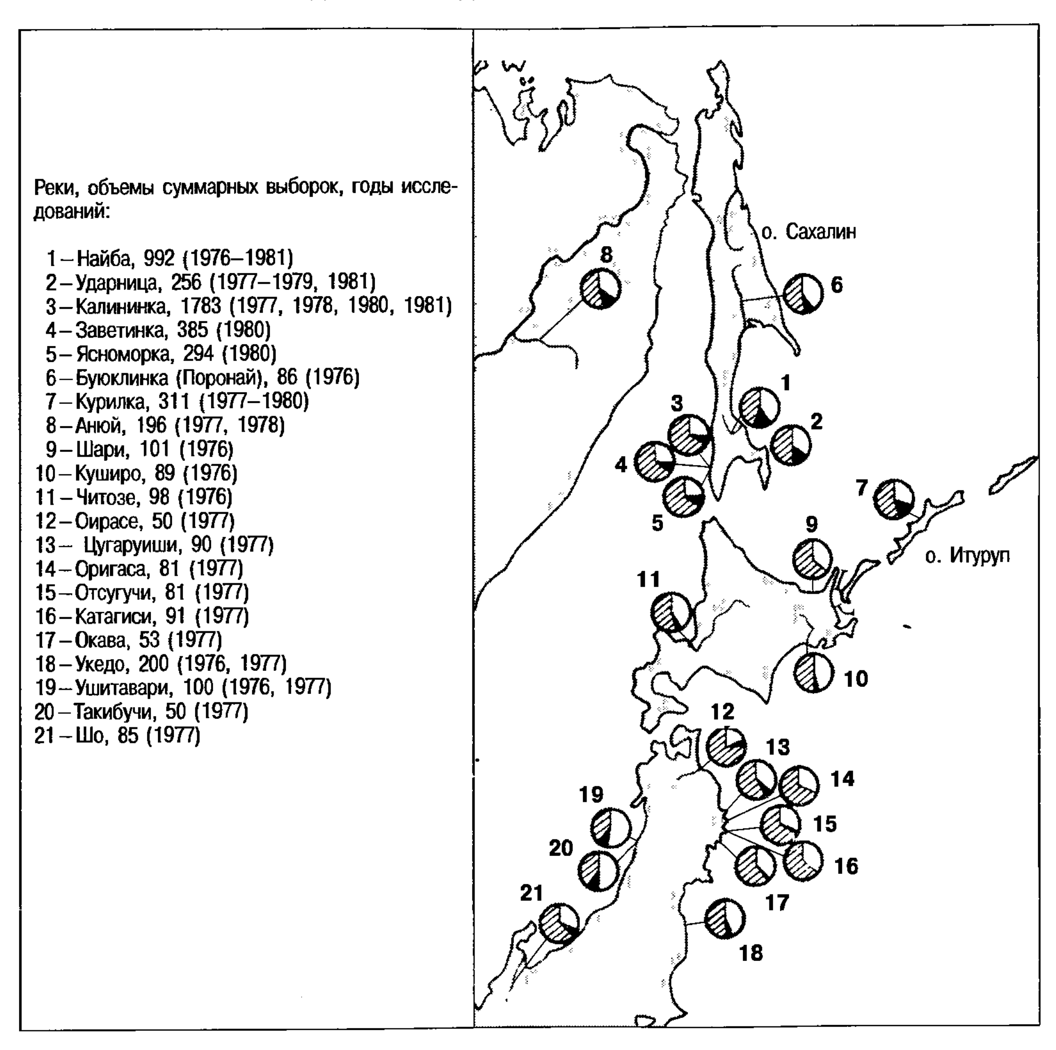



**Рис. 5.** Частоты аллелей цитоплазматической изоцитратдегидрогеназы в нерестовых популяциях кеты Oncorhynchus keta. Секторы кружков соответствуют частотам аллелей Idh-A2F и Idh-A2S. Данные Лаборатории популяционной генетики ИОГен АН СССР и (Kijima, Fujio, 1979)(из Алтухова, 1983)

При малой численности репродуктивной части популяции случайное скрещивание может ускорить процесс распространения какого-либо аллеля в популяции и(или) исчезновению того или иного аллеля из генофонда, например, в случае неразмножения особи — носителя этого гена.

Механизм дрейфа генов обычно иллюстрируют с помощью прибора Гальтона (рис. 6). Шарик на этом рисунке изображает аллель. Каждый гвоздь, о который шарик ударяется, скатываясь по наклонной доске, — скрещивание особи, несущей данный аллель. Шарик может докатиться до низа доски и остаться в популяции, но может и выкатиться в левый желоб — исчезнуть из генофонда, несмотря на то, что его концентрация в начале пути была $q=0{,}5$ но может и выкатиться в правый желоб, достигнув концентрации $q=1{,}0$.

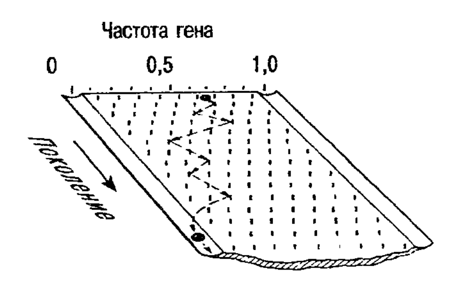



**Рис. 6.** Механическая модель, иллюстрирующая дрейф генов. Пояснения в тексте

Существуют, однако, две группы вопросов, при решении которых нельзя обойтись без учета эффекта дрейфа генов. Первая — распределение частот генов в системе малых популяций — имеет значение для исследования популяционной структуры. Вторая — исследование судьбы отдельной мутации — важна для понимания взаимодействия отбора и дрейфа генов при формировании изменчивости, служащей материалом эволюции. Следуя Фишеру (1930), ограничимся рассмотрением судьбы селективно-нейтральной мутации.

Предположим, что в популяции, целиком состоящей из генотипов АА, возникла мутация а. Это означает, что возникла одна особь с генотипом Аа. Если у такой особи будет один потомок, то с вероятностью 0,5 он будет либо АА, либо Аа. Следовательно, вероятность потери аллеля а равна в этом случае 0,5. При наличии двух потомков она будет 0,25, а при наличии $K$ потомков $L_K=0{,}5^K$. Если число потомков в семьях, составляющих данную популяцию, подчиняется распределению Пуассона, а численность популяции постоянна, частота семей с К потомками равна

$$p_K = e^{-2}\frac{2K}{K!}\pi$$

и вероятность потери аллеля в первом поколении составляет

$$l_1 = \sum_k p_K L_K = l^{-2}\left\{1+1+\frac{1}{2!}+\frac{1}{3!}+\dots\frac{1}{K!}+\dots\right\} = l^{-2} * l = l^{-1} = 0{,}368$$

Фишер рассчитал вероятности утраты аллеля для 127 поколений в случае полной нейтральности этого аллеля и в случае, когда он обладает 1 %-ным селективным преимуществом (табл. 4). Как видно из таблицы, даже некоторое селективное преимущество не гарантирует мутантный аллель от элиминации. Вероятность его утраты очень высока — 0,98. **Отбор, таким образом, не гарантирует сохранения каждого данного полезного организму индивидуального уклонения, а лишь увеличивает вероятность его закрепления в популяции.** При учете повторного мутирования, возвратных мутаций и (или) непуассоновского распределения числа потомков в семьях, судьба единичного аллеля остается неизменной.

Эксперименты, в которых дрейф генов не зависел от воли экспериментатора, свидетельствуют о том, что для популяций, репродуктивная величина которых превышает 100 особей, этим процессом можно пренебречь. Численность естественных популяций, как правило, больше $10^2$. Лишь у вымирающих видов или видов, искусственно поддерживаемых в ботани-

*Таблица 4*

**Вероятность потери (l) единичного мутантного гена (по Фишеру, 1930; из Ли, 1978)**

| Поколение *n* | Без селективного преимущества | | При преимуществе в 1 % | |
|---|---|---|---|---|
| | Вероятность потери *ln* | Вероятность сохранения *l–ln* | Вероятность потери *ln* | Вероятность сохранения *l–ln* |
| 1 | 0,3679 | 0,6231 | 0,3542 | 0,6358 |
| 2 | 0,5315 | 0,4685 | 0,5262 | 0,4738 |
| 3 | 0,6259 | 0,3741 | 0,6197 | 0,3803 |
| 4 | 0,6879 | 0,3121 | 0,6811 | 0,3189 |
| 5 | 0,7319 | 0,2681 | 0,7246 | 0,2754 |
| 6 | 0,7649 | 0,2351 | 0,7572 | 0,2428 |
| 7 | 0,7905 | 0,2095 | 0,7825 | 0,2175 |
| | | ... | | |
| 15 | 0,8873 | 0,1127 | 0,8783 | 0,1217 |
| 31 | 0,9411 | 0,0589 | 0,9313 | 0,0687 |
| 63 | 0,9698 | 0,0302 | 0,9592 | 0,0409 |
| 127 | 0,9847 | 0,0153 | 0,9729 | 0,0271 |
| | | ... | | |
| ∞ | 1,000 | 0,000 | 0,9803 | 0,0197 |

ческих садах, зоопарках и т. п., численность размножающихся особей меньше, и, следовательно, дрейф может иметь существенное значение, которое надо учитывать при их сохранении. На рис. 7 изображены траектории изменения концентраций аллеля дикого типа в процессе конкуренции особей дикого типа и особей с мутацией «black» у мучного хруща при численности популяций в 10 и в 100 особей. В обоих случаях концентрация аллеля дикого типа, возрастала, но при низкой численности размножающихся жуков (N = 10) в одном случае аллель дикого типа был утрачен. В остальных случаях колебания частот аллеля дикого типа были существенно сильнее, чем при численности N = 100. Этот пример иллюстрирует значение величины репродуктивной части популяции для проявления эффекта дрейфа генов.

Другим фактором, ограничивающим эффективность дрейфа генов, является, по-видимому, полигенность признаков фенотипа. Чем больше генов определяют тот или иной признак, тем меньше изменчивость фенотипов будет зависеть от отклонения частот аллелей, входящих в определяющие эти признаки пул генов. Во всяком случае, в ограниченных по численности популяциях млекопитающих не проявлялись эффекты дрейфа. Примерами могут служить азиатский лев, популяция которого на северо-западе Индии не превышает 100 особей и изолирована уже много веков, или лошадь Пржевальского, численность которой в 20-х годах XX в.

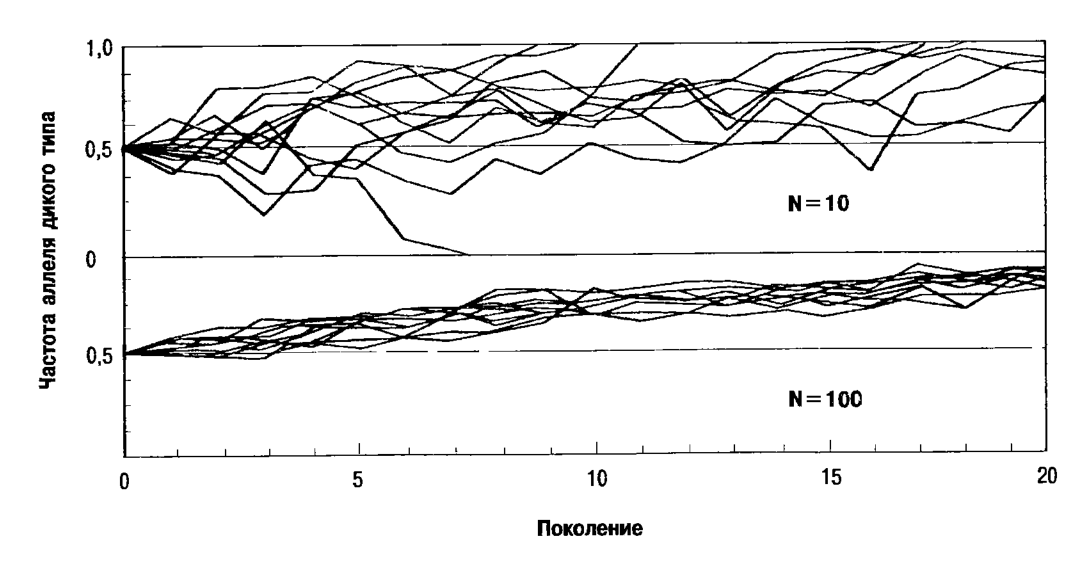



**Рис. 7.** Взаимодействие отбора и дрейфа генов при конкуренции жуков дикого типа и мутантных (black) у мучного хруща Tribolium castaneum. В эксперименте использованы 12 популяций с численностью N=10 размножающихся особей и 12 популяций с численностью N=100 размножающихся особей. Видно, что при N=10 концентрация дикого аллеля в одном случае упала до нуля и в семи случаях достигла ста процентов. При N=100 дрейф был неэффективен. (из Фольконера, 1985).

составила 12 особей во всех зоопарках мира. Однако в настоящее время численность этого вида составляет более 5 тыс. голов и признаков вырождения популяции, вызываемого в малочисленных популяциях близкородственным скрещиванием, не наблюдается. Напротив, ведутся исследования по подготовке к реинтродукции лошади Пржевальского в естественные условия в Монголию.

Таким образом, в естественных популяциях дрейф генов едва ли оказывает существенное влияние на генофонд популяций.

***Миграция***

Обмен мигрантами между двумя соседними популяциями может быть равномерным или направленным. Если обмен равномерный, то есть частота миграции из одной популяции в другую равна величине миграции из второй популяции в первую, происходит выравнивание частот генов в обеих популяциях. Неравномерная миграция создает поток генов привнесение которых в генофонд приводит к его направленному изменению, отклоняя частоты аллелей от равновесия Харди-Вайнберга.

Обозначим долю иммигрантов за одно поколение $m$, а долю привнесенного ими аллеля — $q_m$. Изменение концентрации этого аллеля в генофонде за одно поколение будет выражаться следующим уравнением:

$$q_{n+1} = mq_m + (1-m)q_n = m(q_m - q_n)q_n\ ,$$

где $q_n$ — концентрация аллеля в поколении родителей, а $q_{n+1}$ — в следующем поколении.

Таким образом, изменение концентрации аллеля в чреде поколений описывает уравнение

$$\Delta q = q_{n+1} - q_n = m(q_m - q_n) + q_n - q_n = m(q_m - q_n)$$

За $T$ поколений при условии постоянной и равномерной миграции изменение концентрации рецессивного аллеля подчиняется уравнению:

$$q_r = (1-m)^T q_0 + \bar{q}\left[1-(1-m)^T\right]$$

$$(1-m)^T = \frac{q_r - \bar{q}}{q_0 - \bar{q}} = \frac{p_r - \bar{p}}{p_0 - \bar{p}}$$

где $q_0$ — исходная концентрация рецессивного аллеля, $q_r$ — сформировавшаяся за время $T$, $a$ — средняя частота этого аллеля в популяции, из которой происходит эмиграция.

Основываясь на этих уравнениях Айала и Кайгер (1987) привели расчет привнесения аллелей европейцев (белого населения США) в генофонд афроамериканцев. Вывоз чернокожих из Африки в Америку был прекращен в XVII в. Таким образом, время существования популяции афроамериканцев около 300 лет, т. е. около 10 поколений. Потомство от смешанных межрасовых браков по законам США считается цветным. Поэтому существует од-

нонаправленный поток генов от белого населения Штатов в популяцию афроамериканцев. Частота аллеля $R^0$ (положительный резус-фактор Rh) у белых американцев $\bar{p}=0,028$. У темнокожих западного побережья Африки, откуда вывозили рабов на американские плантации, $p_0=0,630$, у современных афроамериканцев $p_r=0,446$.

Подставляя эти значения, получим:

$$(1-m)^{10}=\frac{p_r-\bar{p}}{p_0-\bar{p}}=\frac{0,446-0,028}{0,630-0,028}=0,694$$

$$1-m=\sqrt[10]{0,694}=0,964$$

$$m=0,036$$

Следовательно, в каждом поколении смешанные браки составляли 3,6 %. В результате популяция афроамериканцев США сохранила около 70 % аллелей и приобрела от белого населения 30 %. Таким образом, в природе поток генов, если он действительно однонаправлен, может вызвать существенные изменения генофондов популяций.

### *Системы скрещивания*

Среди организмов, размножающихся бипарентально, то есть при скрещивании двух родителей, выбор брачного партнера обычно неслучаен. Подчас очень сложные брачные ритуалы, свойственные как позвоночным, так и высшим беспозвоночным животным, приводят к возникновению различных систем скрещивания, влияющих на генофонд популяции и, по-видимому, структурирующих его.

Простейшей системой скрещивания является **панмиксия**, при которой равновероятно скрещиваются любые две особи данной популяции. В результате в ряду поколений происходит выравнивание (рендомизация) частот аллелей в генофонде популяции. Примерами панмиктических популяций служат большинство видов дрозофилы, в частности Drosophila melanogaster. В лабораторных культурах панмиксию у дрозофилы можно нарушить, лишь вводя мутации, влияющие на брачный ритуал, например, мутацию vestigial, при которой редуцируются крылья. Вибрация крыльев самца является основной частью брачного ритуала. Однако в природных популяциях панмиксия — явление редкое, более часто наблюдаются различные формы неслучайного скрещивания особей: положительное и отрицательное ассортативное скрещивание, инбридинг и селективное скрещивание.

При положительном ассортативном скрещивании — **гомогамии**, скрещиваются, главным образом, особи сходных фенотипов. Это ведет к гомозиготизации по некоторым генам, в первую очередь определяющим признаки, влияющие на избирательность скрещивания и тем самым, к выщеплению рецессивных гомозигот. Однако, этот процесс зависит от двух условий:

степени гомогамии и уровня полигенности признаков. Чем слабее ассортативность, тем медленнее удаляются из генофонда рецессивные аллели, поскольку они реже оказываются в гомозиготном состоянии. К аналогичному результату ведет и полигенность признаков. Вместе с тем, гомогамию подчас трудно отличить от селективного скрещивания, так как она приводит к фиксации аллелей генов, определяющих формирование признаков, полезных особям — носителям этих признаков. Так, например, у многих жуков скрещиваются преимущественно особи одинаковых размеров (Креславский, Саломатин, 1973; Саломатин и др., 1977 и др.). Показано преимущественное скрещивание наземных улиток с одинаковой или сходной окраской раковины (Gulick, 1905; Шеппард, 1970 и др.). По-видимому, гомозиготность по тем или иным признакам адаптивна, что приводит к структуризации генофонда.

Альтернативный вариант ассортативного скрещивания — **гетерогамия** — скрещивание преимущественно несходных фенотипов. Гетерогамия, по определению, приводит к повышению гетерозиготности в популяции. Однако, хорошо доказанных случаев гетерогамии очень немного. Большая часть исследований этой системы скрещивания выполнена на лабораторных популяциях дрозофилы, маркированных разными мутациями. В подобных работах гетерогамия трудно отличима от селективного скрещивания, в том числе от отбора на гетерозиготность, приводящего к эффекту сверхдоминирования. В естественных популяциях гетерогамия показана у бабочек Biston betularia (Kettlewell, 1956) и Panaxia dominulis (Sheppard, Cook, 1962). В обоих случаях самки типичной видовой окраски отдавали предпочтение меланистическим самцам, руководствуясь при этом, по-видимому, запахом. Поскольку оба случая связаны с распространением индустриального меланизма в популяциях этих видов, трудно говорить о роли гетерогамии в поддержании гетерозиготности.

Вероятно, в большей степени гетерогамия связана с миграцией, хотя с этой точки зрения она не изучена. Однако, среди высших позвоночных очень распространена эмиграция молодых особей с мест их рождения. Такие особи либо образуют новые поселения, либо включаются в другие группировки той же или другой популяции. В результате происходят не родственные, гетерогамные скрещивания. Ту же роль может играть и перемешивание популяций на зимовках, что свойственно многим насекомым и мигрирующим птицам.

Еще одной формой скрещивания является **инбридинг** или близкородственное скрещивание, ведущее к гомозиготизации генотипов. Он служит важным инструментом селекции. Однако, гомозиготизация по селективно значимым признакам, закрепляя сочетания определяющих эти признаки генов, одновременно приводит к выщеплению рецессивных гомозигот уже не только по тем признакам, которые определяют гомогамию, но и по всем

другим. Кроме того, инбридинг, понижая гетерозиготность, уменьшает комбинирование генов и, тем самым, сокращает материал для отбора. Как показал еще Иогансен (1908), в чистых линиях отбор не эффективен. Удивительно, что в популяциях диких видов инбридинг все же иногда наблюдается. Так, домовые мыши, Mus musculus, обитающие в зернохранилищах в Англии, подразделены на жестко изолированные семейные группы. Доминирующий в группе самец спаривается со всеми самками, включая собственных дочерей. Чужаки в такую группу не допускаются (Petras, 1967). В других популяциях этого вида система скрещивания может быть совершенно иной. У многих наездников Chalcidoidea самцы вылупляются несколько раньше самок. Они остаются на месте, дожидаются вылупления самок — своих сестер, и тут же спариваются с ними. При этом самцы данной кладки прогоняют от нее всех других самцов (Askew, 1968). Инбридинг между сибсами обнаружен у паразитических клещей Pediculopsis graminum (Cooper, 1939). По-видимому, с генетической точки зрения инбридингом можно назвать апомиксис у растений, например, у одуванчиков или пшеницы, или самооплодотворение у гермафродитных животных, например, у цестод.

Интересно, что у диких видов ни инбридинг как таковой, ни самооплодотворение не ведут к инбредной депрессии. Очевидно, существуют защитные механизмы, препятствующие влиянию на фенотип рецессивных гомозигот, снижающих приспособленность. Простейшим и, по-видимому, достаточно надежным механизмом, защищающим от инбредной депрессии, может служить полигенность.

По сравнению с панмиксией, **селективное скрещивание** означает преимущество в размножении особей определенных генотипов, в ущерб особям других генотипов. Первые из них дают больший вклад в генофонд следующего поколения, по сравнению с остальными особями популяции. Другими словами, селективное скрещивание представляет собой естественный отбор, основанный на устранении от размножения, а не на гибели менее приспособленных. В наиболее очевидном случае селективное скрещивание — синоним дарвиновского полового отбора.

Например, многим птицам свойственен половой диморфизм. Самцы окрашены ярче самок, что сочетается с полигамией. Показано, что у куриных (и не только у них) преимущество в размножении имеют самцы наиболее активные в половом отношении. У поганок в Шотландии, у австралийской сороки, у марабу по данным, собранным Шиловым (1977), в размножении участвуют от 10 до 40 % самцов. Надо учитывать, что половая активность самцов, зависящая от их социального и гормонального статуса, в сезон размножения определяет не только их признаки, связанные с полом, но и общее физиологическое состояние организма, а, следовательно, приспособленность за предшествующее время. Поэтому селективное скрещивание

ведет к отбору не только вторичных половых признаков, но и к отбору на повышение приспособленности. Такое же значение имеет и размножение самцов, занимающих верхние ступени поведенческой иерархии в группах животных, и самцов, обладающих индивидуальными участками.

Кроме этих наиболее заметных первичных следствий селективного скрещивания следует учитывать и вторичные его последствия, обуславливающие выработку альтернативных стратегий брачного поведения, влияющих на возрастную структуру скрещиваний, в частности, на смену доминантов в группах животных, на эмиграцию молодых, ведущую к гетерогамии и многие другие аспекты популяционной структуры населения животных. Примером выработки альтернативной стратегии может служить поведение петухов, домашних кур. Если в группе есть несколько сильных, сексуально активных петухов, они тратят свои силы в драках между собой, а преимущество в скрещивании получают более слабые петухи, не участвующие в драках (Кайданов, 1967). Аналогичное поведение, часто имитирующее самку, описано у самцов обезьян, занимающих низкие ступени иерархии. К вторичным эффектам селективного скрещивания можно отнести и выработку турнирного оружия в боях за самку, и, вероятно, ритуализацию агрессии у позвоночных и беспозвоночных животных.

К результатам селективного скрещивания, не связанным с половым отбором, относятся эффекты сверхдоминирования. Например, в линиях Drosophila melanogaster и Dr. funebris преимущество в спаривании имели самки более гетерозиготные по инверсиям (Гроссман и др., 1967; Борисов, 1969 а, б). Вышеизложенное демонстрирует широкое распространение и важное значение селективного скрещивания. Однако, следует учитывать, что любой тип скрещиваний можно рассматривать только относительно репродуктивной части популяции в одном поколении. Поскольку в каждом поколении любой популяции любого вида скрещиваются только выжившие особи, прошедшие естественный отбор, в чреде поколений любое скрещивание можно считать селективным.

## 1.3. Структура генофонда

Исходя из существующих данных, генофонд можно, по-видимому, представить себе как «поток изменчивости». Мутационный процесс постоянно привносит в него новые рецессивные аллели. Часть из них элиминируется случайным образом в результате неизбирательной гибели организмов — их носителей. Часть элиминируется в состоянии рецессивных гомозигот, снижающих приспособленность. Остальные участвуют в комбинировании аллелей генов в процессе скрещиваний. Большая часть проявлений этих генов гасится в креодах онтогенетического развития организмов.

Сказанное не означает, что генофонд популяции не структурирован. Однако, его структура задается не свойствами генов, как таковых, а структурой популяций организмов — носителей этих генов. Пространственная, половая и этологическая структура популяций, включая системы скрещиваний, в каждый данный момент времени подразделяет генофонд на более или менее обособленные домены, что не может не оказывать влияния на селекционные процессы и распространение адаптивных комплексов генов в популяциях.

Данные классической генетики и огромного материала по генетической изменчивости, накопленного для многих видов эукариот при применении метода гельэлектрофореза белков, показали очень высокую гетерозиготность генотипов особей популяций различных видов. Так, например, у Drosophila willistoni при учете аллелей, имеющих частоту более 1 %, полиморфными оказались 83 % локусов, а при 5 % частоте — 67 % (Ayala et al., 1970). При 5 % частоте 30—40 % гетерозиготность обычна для всех изученных в этом отношении видов дрозофилы. Так же было показано (Добжанский, 1970), что транслокации и (или) инверсии (мутации, меняющие генетическую среду, и, следовательно, межгенные взаимодействия) могут приводить к глубоким изменениям фенотипического проявления генов. Путем подобных комбинаций им были получены стерильность и летальность дрозофилы. Это дало возможность Добжанскому придти к заключению, что генетическое разнообразие = генетический полиморфизм популяций шире, чем изменчивость фенотипов особей тех же популяций.

Совокупность подобных данных поставила вопрос о механизмах поддержания столь высокого генетического полиморфизма. Идея Добжанского, согласно которой основным механизмом поддержания высокой изменчивости является моногенный гетерозис (сверхдоминирование) (рис. 8), не получила достаточного экспериментального обоснования. Более высокая приспособленность гетерозигот по сравнению с обеими гомозиготами встречается не настолько часто, чтобы этим явлением можно было обосновать балансовую гипотезу организации генотипа. Согласно этой гипотезе, высокая гетерозиготность поддерживается адаптивными эффектами сверхдоминирования. Большая часть генетического груза

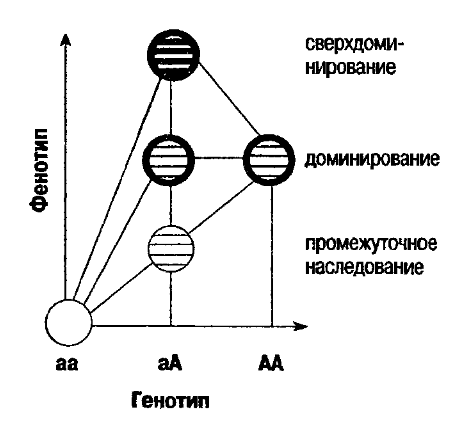



Рис. 8. Явления доминирования и сверхдоминирования (по Фалевскому, 1963)

рассматривается как адаптация. Следовательно, генетический полиморфизм, существенно превосходящий фенотипическую изменчивость особей популяции, поддерживается отбором. Однако, это объяснение было оставлено, как неподтвержденное фактами.

Альтернативное объяснение — концепция генетического груза, предложенная Меллером в 1950 г., утверждает полную рецессивность большинства аллелей и элиминацию выщепляющихся рецессивных гомозигот. Однако, метод гельэлектрофореза выявляет белковый полиморфизм, то есть существование многочисленных аллелей, проявляющихся в фенотипе и, следовательно, не настолько вредных, чтобы считать их генетическим грузом.

На этом основании возникло представление о том, что каждый аллель вносит очень малый вклад в приспособленность, то есть оказывается практически селективно-нейтральным (Franklin, Lewontin, 1970; Ohta, 1976). Однако, этот подход предполагает существование сильных генетических корреляций, то есть подразумевает выщепление в каждом поколении огромного числа неадаптивных генных сочетаний, возвращая, тем самым, анализ к концепции генетического груза (Креславский, 1983; Ивницкий, 1998). Таким образом, выяснение причин и структуры генетического полиморфизма, то есть структуры генофонда, методами генетики пока не дало удовлетворительных результатов. По-видимому, объяснение высокой гетерозиготности естественных популяций следует искать не на генетическом, а на онтогенетическом уровне организации (см. гл.2 и гл. 8).

Кроме этих теорий формирования разнообразия генофонда, существует и концепция сбалансированного генетического полиморфизма. **Сбалансированным полиморфизмом называется наличие в популяции нескольких генетически обусловленных форм, сохраняющихся в более или менее постоянных концентрациях. Частота встречаемости наиболее редкой из этих форм выше, чем частота возникновения спонтанных мутаций гена, участвующего в формировании признака, по которому и выделяются формы.**

Примером сбалансированного полиморфизма со сложным механизмом поддержания может служить полиморфизм по окраске раковин у брюхоногого моллюска Littorina saxatilis в Кандалакшском заливе Белого моря (Granovitch, 1990): окраска раковин варьирует от почти белого до темно-серого цвета. Популяции этого яйцеживородящего вида заселяют приливно-отливную зону (литораль) и обитают на трех типах субстратов: на крупных валунах, на гравии и среди зарослей крупной водоросли Fucus vesiculosus. Литторины заражены партенитами трематод, главным образом, четырех видов: Microphallus piriformis, M. pygmaeus, M. pseudopygmaeus и M. triangulates. Дефинитивными хозяевами этих трематод являются морские птицы, поедающие моллюсков, главным образом, утки и чайки. Трематоды

не вызывают гибели литторин, но кастрируют их, делая бесплодными. В обследованном районе зараженность популяций литторин колеблется от 8 до 61,7 %. У самок наиболее зараженными оказываются особи в возрасти 5—7 лет (примерно 70 %), более молодые и более старшие заражены реже. У самцов зараженность увеличивается с возрастом и к 9 годам достигает 100 %. В популяции о. Яшкова, где зараженность высока, была проанализирована инвазированность партенитами различных цветовых морф, в зависимости от субстрата, пола и возраста моллюсков. Зараженность темных морф с возрастом увеличивается от 65 % у двухлетних моллюсков до 100 % у пятилетних. У светлой морфы зараженность двухлетних составляет около 45 %, увеличивается до 80 % у четырехлетних и падает до 40 % у семилетних. Таким образом, в среднем она примерно в два раза ниже, чем у темных форм. Однако, полиморфизм сохраняется. Это объясняется тем, что среди зарослей фукусов, зараженность любых морф партенитами примерно вдвое ниже, чем на камнях и на гравии, а темных форм больше, поскольку светлые формы, на фоне бурой водоросли Fucus vesiculosus поедаются птицами. В результате, темных морф больше, чем светлых, и за счет поселений в водорослях они поддерживают свою численность. Соотношение частот морф остается стабильным.

Таким образом, генофонд популяции служит источником наследственной изменчивости, на основе которой происходит эволюция. Чем больше генофонд, тем вероятнее, что при изменении условий среды в популяции найдутся комбинации аллелей, способные послужить материалом для отбора в соответствующем направлении. Величина генофонда, в свою очередь, зависит от величины популяции. Чем выше численность особей данной популяции, тем большее число различных рецессивных аллелей несут генотипы этих особей и тем большее число комбинаций этих аллелей возникает в процессе их скрещивания.

## Глава 2

# Онтогенетические основы эволюции

## 2.1. Реализация генетической информации

Вопрос о том, каковы закономерности эволюции онтогенеза был поставлен Ч. Дарвином в «Происхождении видов...». Макроэволюционный аспект этой проблемы был более четко сформулирован в работах Э. Геккеля и Ф. Мюллера, как проблема соотношения онтогенеза и филогенеза. Микроэволюционный аспект — как вопрос о влиянии отбора на индивидуальное развитие, возник в более поздних работах — Шмальгаузена (1938 и др.) и Уоддингтона (Waddington, 1957 и др.).

К настоящему времени молекулярная биология, генетика развития и экспериментальная эмбриология накопили обширный арсенал фактов и обобщений, позволяющий взглянуть на индивидуальное развитие не только как на результат, но и как на основу дальнейшей эволюции организмов. Другими словами, выделить, наряду с генетическими и экологическими основами эволюции, онтогенетические основы исторического развития.

Данные молекулярной генетики позволяют проследить путь реализации генетической информации от начала транскрипции до формирования белковой молекулы, а в ряде случаев и до начала функционирования продукта экспрессии гена. Для понимания онтогенетических основ эволюции эти данные важны, во-первых потому, что они демонстрируют сложность процессов реализации генетической информации, а, во-вторых, маркируют границу между собственно генетическими процессами и процессами эпигенетическими — взаимодействиями белков — продуктов экспрессии генов.

***Транскрипция***

РНК-полимераза прокариот (*E. coli*), обеспечивающая транскрипцию всех генов бактерии, представляет собой сложный белковый комплекс, состоящий из пяти субъединиц, четыре из которых ($\beta\beta'\alpha\alpha'$) способны осуществлять все этапы транскрипции, за исключением инициации, осуществляемой пятой G-субъединицей. Сам процесс транскрипции условно делится на три этапа: инициация, элонгация и терминация. Эубактериям (*E. coli*) для инициации транскрипции достаточно функционирования комплекса РНК-полимеразы. У эукариот вместе с РНК-полимеразой II в инициации обязательно участвует множество белков-регуляторов, взаимодействующих с промотором гена. К настоящему времени известны 27 белков

регуляторного комплекса. Таким образом, для транскрипции каждого гена эукариот необходимо участие множества генов, кодирующих те белковые факторы, совокупное действие которых обеспечивает точность и надежность инициации транскрипции.

Следующим этапом формирования мРНК являются посттранскрипционные процессы, называемые созреванием пре-мРНК, или процессингом пре-мРНК. У эукариот сразу же после инициации транскрипции к 5′ концу мРНК присоединяется кэп-группа («шапочка»), необходимая для транспорта мРНК из ядра в цитоплазму, для стабилизации зрелой мРНК и для обеспечения нормальной трансляции. Кэпирование представляет собой сложный многоступенчатый процесс, в котором участвуют рибонуклеозид, фосфаты и ряд ферментов. Обязательным элементом редактирования пре-мРНК является полиаденилирование 3′ концевых последовательностей, происходящее в два этапа. Другим важнейшим процессом созревания пре-мРНК является сплайсинг — вырезание интронов и соединение экзонов. Этот процесс происходит в ядре с помощью сложных комплексов — рибонуклеопротеидных (РНП) частиц, включающих малые ядерные РНК (U1—U6) и многочисленные белки. Экспериментально показано, что существует четыре типа мутаций, нарушающих сплайсинг: (1) экзон может быть вырезан вместе с интроном (51 % мутаций); (2) может возникнуть новый сайт сплайсинга (32 % мутаций); (3) внутри интрона может возникнуть последовательность нуклеотидов, не вырезаемая из пре-мРНК (11 % мутаций); (4) невырезание интрона (6 % мутаций). Кроме сплайсинга пре-мРНК подвергается ряду других изменений, получивших общее название «редактирование».

Транскрипция и процессинг мРНК происходят в интерфазе клеточного цикла. Ядро в интерфазе представляет собой высокоупорядоченную и сложно структурированную систему. Теломерные участки хромосом прилегают к ядерной оболочке, ДНП образует петли, направленные внутрь ядра, причем активно транскрибируемые гены располагаются в этих петлях, во внутренней части ядра. Компартменты ферментативного аппарата сплайсинга формируются на периферии зон ядра, занимаемых хромосомами.

Еще одним фактором, регулирующим транскрипцию, является организация хроматина. От степени конденсированности хроматина зависит уровень экспрессии генов и расположение петель интерфазных хромосом. Таким образом, функционирующий генотип представляет собой сложную, высокоорганизованную систему, в которой специфика молекулярных взаимодействий упорядочена в пространстве и во времени, что достигается морфологической организацией ядра, сохраняющейся как динамически стабильная система.

***Трансляция***

Трансляция, как и транскрипция, подразделяется на этапы: инициации, элонгации и терминации биосинтеза полипептидной цепи.

Функционирующая рибосома прокариот представляет собой сложный белковый комплекс, включающий две субъединицы. Общая масса рибосомы 2,5 мДа с коэффициентом седиментации 70S, малая субчастица рибосомы 30S, большая — 50S. В состав рибосомы входят 50—60 белков, рибосомная РНК и ассоциированные белки, участвующие в трансляции, но не находящиеся постоянно в составе субчастиц. Огромную роль в процессе трансляции играют изменения конформации белковых комплексов обеих субчастиц.

У эукариот трансляция включает те же, что у прокариот три этапа, но организована значительно сложнее, что коррелирует с большей сложностью организации зрелых мРНК эукариот. мРНК эукариот содержит не транслируемые последовательности нуклеотидов, такие как кэп-группа, необходимая для связывания мРНК с рибосомой, молчащий участок между кэп-группой и первым инициирующим кодоном AUG, называемым 5′-концевой нетранслируемой областью и поли-А, то есть 3′-концевой нетранслируемой областью. 5′ нетранслируемая область имеет функциональное значение. Она образует структуры стебель-петля, влияющие на функционирование рибосомы, и содержит короткие транслирующиеся последовательности, влияющие на эффективность трансляции.

Экспрессия гена не ограничивается терминацией трансляции. И у прокариот и у эукариот по окончании синтеза первичной аминокислотной последовательности происходит «созревание» полипептидной цепи.

Уже из краткого и поверхностного обзора только начального этапа экспрессии гена можно сделать следующий вывод: ген можно рассматривать не только как структурную единицу, но и как функциональную. Это означает, что для формирования полипептидной цепи недостаточно просто нуклеотидной последовательности гена — необходимы продукты экспрессии других генов. Таким образом, признак не может быть моногенным даже на уровне первичных продуктов экспрессии гена. Тем не менее, существуют признаки фенотипа, наследование которых подчиняется законам Менделя, часто рассматриваемые как моногенные. На самом деле такой тип наследования является результатом отбора на преобразование (сблочивание) генетических механизмов фенотипического выражения этих признаков.

Сам сложнейший механизм экспрессии генов доведен до совершенства за 3,5 млрд лет эволюции. Поэтому вновь возникающие мутации всегда представляют собой нарушения этого процесса, снижающие приспособленность организма. Не случайно мутационный анализ служит одним из основных методов изучения экспрессии генов in vivo. Нарушая различные этапы

транскрипции и трансляции, мутации позволяют выяснить, какие факторы и как влияют на эти процессы. Экспрессия генов осуществляется в каждой клетке. Поэтому от того какие гены и когда экспрессируются в процессе онтогенеза многоклеточных организмов, в значительной степени зависит то, как будет происходить индивидуальное развитие.

## 2.2. Генетическая регуляция онтогенеза

Изучение процессов индивидуального развития методами генетики имеет, по сути дела, две задачи: выяснить как генетическая изменчивость, меняя процессы онтогенеза, создает материал эволюции и выяснить, как и насколько генотип определяет нормальное развитие организма. Оба эти аспекта равно важны для понимания эволюционного процесса, так как сохранение преемственности организации в чреде поколений имеет такое же значение, как изменчивость, создающая материал для отбора. Метод изучения обеих проблем один и тот же: анализ фенотипического проявления мутации в ходе индивидуального развития. Нарушения нормального онтогенеза и демонстрируют механизмы возникновения генетической компоненты изменчивости, и позволяют судить о том, как гены влияют на нормальное развитие.

По распространенному в современной литературе представлению, в основе каждого из событий раннего развития, приводящего в конечном итоге к формированию взрослого организма, лежит активность т. н. «ключевого» гена (Рэфф, Кофмэн, 1989; Wilkins, 2001). Поскольку все события раннего онтогенеза животных образуют причинно-следственную цепь, называемую «путем развития», то каскад активности «ключевых» генов, обеспечивающих функционирование этой цепи, называется «генетическим путем развития».

Роль ключевых генов часто отводится гомеобокс-содержащим генам. Эти гены содержат высоко консервативную нуклеотидную последовательность, и кодируют полипептид, являющийся транскрипционным фактором, способным связываться с ДНК (в области промотора) и, таким образом, регулировать активность других генов. К настоящему времени описано уже несколько семейств гомеобокс-содержащих генов. Некоторые из них расположены на хромосоме в виде кластера. Наиболее известное из этих семейств — семейство HOX-генов, представители которого были клонированы у *Drosophila melanogaster* в начале 80-х годов XX в. Поскольку мутации HOX генов проявляются как серьезные нарушения фенотипа, они были описаны еще в конце XIX в. как гомеозис — замещение одной распознаваемой части тела на другую (Bateson, 1894). Благодаря этому кластер HOX генов был картирован генетическими методами еще в 50-х — 60-х годах XX в.

На основании мутационного анализа был сделан вывод о том, что гомеобокс-содержащие гены ответственны за нормальную последовательность сегментов тела и морфологию развивающихся на этих сегментах структур у насекомых. Впоследствии гены, имеющие последовательность, практически идентичную последовательностям гомеобокс-генов *Drosophila* (ортологи гомеобокс-генов *Drosophila*) были клонированы у множества других, в том числе и у несегментированных животных, принадлежащих к самым разным таксономическим группам. В 1989 г. была обнаружена т. н. «колинеарность» — совпадение последовательности расположения генов вдоль хромосомы с пространственной последовательностью зон экспрессии этих генов вдоль передне-задней оси эмбриона. Явление колинеарности впервые было описано для кластера HOX генов дрозофилы и их ортологов у мыши.

После этого открытия и появилось представление о ключевых генах развития, которые ответственны не только за правильную сегментацию тела насекомых, но и за создание «разметки», детерминирующей план строения эмбриона любой таксономической группы. В соответствии с этим представлением, эволюция онтогенеза сводится, в первую очередь, к изменению набора ключевых генов (например в результате дупликации) и к появлению новых генетических путей развития (Гилберт, 1993).

Возникают следующие вопросы — почему при консервативности ключевых генов мы наблюдаем такое разнообразие конечных результатов развития и почему в формирование негомологичных структур вовлечены ортологи одних и тех же ключевых генов? Один из наиболее интересных примеров подобного явления — консервативность генетического пути развития глазных структур. Еще в 20-х годах XX в. исследовательская группа Т. Х. Моргана обнаружила у дрозофилы мутацию *eyelless*, выражающуюся в редукции или отсутствии одного или обоих глаз. Экспрессивность этой мутации зависела от «генетического фона» и менялась под действием отбора. Оказалось, что эта мутация локализована в гене *ey*, являющемся ортологом мышиного гомеобокс-содержащего гена *Pax-6*, причем у мыши описана мутация этого гена, фенотипически выражающаяся в формировании маленьких глаз, и, соответственно, названная *small eye*. В эксперименте формирование у дрозофилы глаз в «неправильном» месте может быть вызвано эктопической экспрессией гена *Pax-6*. Впоследствии было обнаружено, что продукты ортологов гена *Pax-6* обеспечивают формирование нормальных глаз и у других животных, например, у головоногих моллюсков.

Появилось предположение, что *Pax-6* и его ортологи представляют собой MASTER GENES, управляющие развитием глазных структур. Учитывая, что глаза головоногих моллюсков, позвоночных и членистоногих негомологичны (возникали независимо в ходе эволюции), факт консервативности генетического пути, ключевым геном которого является *Pax-6*, требует

объяснения. При более подробном изучении особенностей экспрессии этого гена выявилось несколько интересных закономерностей. Во-первых, *Pax-6* и его ортологи экспрессируются далеко не только в зоне формирования глаз. Их продукты присутствуют и во многих других отделах центральной нервной системы, т. е. эти гены, как и все остальные гомеобокс-содержащие гены, плейотропны. Во-вторых, активности ортологов *Pax-6* недостаточно для формирования глаза «где угодно» — во многих тканях эктопическая экспрессия этого гена не дает никаких результатов. Следовательно, кроме «инструкций», получаемых тканью от продукта ключевого гена, для формирования структуры важны свойства самой ткани. В-третьих, *Pax-6* и, по-видимому, его ортологи, являются компонентами сложных полигенных сетей, участники которых связаны регуляторными обратными связями и одинаково важны для активации экспрессии структурных белков глаз. Именно поэтому экспрессивность мутации *eyeless* зависит от генетического фона — признак полигенен уже на уровне связывания факторов транскрипции с промотором структурного гена.

Таким образом выясняется, что вместо линейного каскада активности генов, управляющим элементом которого (MASTER GENE) является *Pax-6*, существует сложная регуляторная сеть, в которой *Pax-6* или его ортологи являются одним из равноправных компонентов. Следовательно, вопрос состоит не в том, почему формирование негомологичных структур остается под контролем одного и того же ключевого гена, а в том, почему в процессе эволюции именно этот плейотропный ген был несколько раз независимо вовлечен в генетическую сеть, связанную с формированием глазных структур. В настоящее время обсуждается несколько гипотез. Наиболее распространенная из них основана на данных о том, что в регуляторной генетической сети, действующей при развитии мышц цыпленка, функционируют гены тех же семейств, что и в генетической сети развития глазных структур. Сконструированы эти сети сходным образом, т. е. представители одного и того же семейства генов занимают в них одно и то же место. На этом факте основана гипотеза самосборки регуляторных сетей за счет специфичности их компонентов — компоненты просто вовлекают друг друга в химические реакции. Тем не менее, эта гипотеза (и ряд других) не являются окончательным ответом на поставленный вопрос. **Проблема вовлечения ключевых генов в генетические пути развития структур** остается одной из основных в современной молекулярной биологии развития.

При более внимательном сравнительном анализе развития животных, принадлежащих к разным таксонам, выясняется, что функциональная консервативность ключевых генов не так уж и высока.

Во-первых, ключевые гены плейотропны на уровне одного организма, а ортологи одного и того же гена могут экспрессироваться в совершенно разных (негомологичных) структурах у представителей разных таксонов.

Так, гомеобокс-содержащий ген *engrailed* вовлечен у *Drozophila melanogaster* в разметку плана строения эмбриона, в формирование кишечника, в нейрогенез (перечислены далеко не все его роли). Ортолог этого гена у мыши *Mus musculus* вовлечен в разметку головного мозга и дифференцировку сомитов. У иглокожего *Amphipholis squamata* ортолог гена *engrailed* экспрессируется в скелетогенных элементах мезенхимы.

Во-вторых, формирование плана строения в одной и той же таксономической группе (например, сегментация насекомых) может быть связана с активностью разных ключевых генов. Так, в формировании передне-задней оси у эмбриона дрозофилы большую роль играет белок — продукт гена *bicoid*, экспрессирующегося во время оогенеза. Этот белок образует градиент с максимумом на переднем полюсе оси эмбриона и служит основой для дальнейшей разметки яйцеклетки. У других насекомых, например у жуков и прямокрылых, для создания градиента с максимумом на переднем полюсе яйцеклетки используются продукты других генов. В ряде случаев этот градиент совсем не устанавливается и дифференцировка передне-задней оси тела основывается на других молекулярных механизмах.

Выясняется, что набор ключевых генов, задействованных в формировании гомологичных структур (например, сегментов тела насекомых), а также особенности экспрессии этих генов во многом определяются морфологией яйцеклетки и экологией раннего развития. Разметка сегментов у эмбриона дрозофилы осуществляется с помощью белков — факторов транскрипции, являющихся продуктами гомеобокс — содержащих генов (например, гена *even — skipped*). Эта разметка происходит на стадии синцитиальной бластодермы, когда границы клеток еще не сформированы и ничто не создает препятствий для диффузии белковых молекул. Существуют, однако насекомые, яйцеклетки которых содержат мало желтка (например наездники, откладывающие яйца в тело гусениц). Олиголецитальные яйцеклетки могут дробиться полностью, минуя стадию синцития. В этом случае формирование диффузионных градиентов белков — факторов транскрипции невозможно, поскольку они неспособны самостоятельно преодолевать клеточные мембраны. Так выяснилось, что у наездника *Aphidius ervi* гомеобокс-содержащий ген *even — skipped* не вовлечен в разметку сегментов (Grbic, 2000). Очевидно, эмбрионы данного вида используют для этой цели другие (возможно, сигнальные) молекулы. У наездника *Copidosoma floridanum* ген *even — skipped*, как и у дрозофилы, используется для разметки сегментов тела. Однако, продукт этого гена маркирует не область межсегментной границы (как у дрозофилы), а каждый будущий сегмент отдельно, образуя узкую полоску шириной в 1—2 клетки (Grbic, 2000).

Изменяться может не только набор ключевых генов, вовлеченных в формирование гомологичных структур, но и особенности взаимодействия между продуктами этих генов, т. е. конструкция регуляторных сетей.

Продукт гена *distal — less (Dll)* вовлечен в формирование дистальных отделов конечностей членистоногих. У насекомых, в том числе у дрозофилы, конечности на сегментах брюшка не формируются. У них экспрессия гена *Dll* блокируется белками генов, принадлежащих к *Bitorax Complex* (*Bx-C*), которые связываются с промотором гена *Dll*. У ракообразных ген *Dll* может экспрессироваться в присутствии белков генов *Bx-C*, то есть в данной регуляторной сети не предусматривается отрицательная связь между генами *Dll* и *Bx-C*.

Даже у относительно близких видов генетические пути развития гомологичных структур могут различаться. Например, обнаружено, что продукт гомеобокс-содержащего гена *Lin39*, играет значительную роль в дифференцировке клеток вульвы (органа размножения) у нематоды *Caenorabditis elegans*. Он является компонентом генетической сети, проводящей сигнал от клетки-индуктора к будущим клеткам вульвы и активирует экспрессию специфичных для них генов. У нематоды *Pristionchus pacificus* продукт гена *Lin39* также принимает участие в формировании вульвы. Однако, у этого вида для запуска дифференцировки клеток вульвы не требуется индукционный сигнал, а белок гена *Lin39* используется для предотвращения апоптоза (запрограммированной гибели) клеток — предшественников вульвы.

В данном случае можно говорить об изменении функциональной нагрузки гена. **Приобретение новых и утрата старых функций ключевыми генами (точнее их продуктами), задействованными в регуляции развития** — это еще одна интересная проблема. Этот процесс вполне реален, благодаря тому, что все подобные гены, как уже говорилось, плейотропны, т. е. выполняют сразу несколько функций. Функциональную диверсификацию гомеобокс-содержащих генов внутри какого-либо семейства связывают обычно с процессом дупликации. У продукта новой копии гена появляется возможность «специализироваться» на одной из выполняемых функций, которая могла быть побочной для продукта исходного гена. Вместе с тем, продукты новой копии гена продолжают выполнять и прежние функции. Такая «избыточность» генетических регуляторных сетей (существование нескольких копий одного гена и генов с перекрывающимися функциями) повышает надежность их функционирования — мутация одного из элементов этой сети не приводит к летальному результату. Именно это обеспечивает, например, возможность выживания особей, несущих мутацию такого плейотропного гена, как *ey* (ортолога *Pax-6*).

Компонентами генетических регуляторных сетей являются не только продукты гомеобокс-содержащих генов, но и многие белки, являющиеся сигнальными молекулами и рецепторами. Эти компоненты генетических регуляторных сетей, по-видимому, наиболее консервативны. Многие сигнальные пути, обеспечивающие проведение информации от цитоплазматической мембраны к ядру, являются общими, например, для грибов

и позвоночных животных. Молекулы сигнальных факторов еще более плейотропны (мультифункциональны), чем продукты гомеобокс-содержащих генов. Например, бета-катенин может выполнять роль структурного белка, обеспечивая связь цитоскелета с белками межклеточной адгезии, может работать как компонент сигнального пути, обеспечивая проведение сигнала от трансмембранных рецепторов к ядру, а может связываться в ядре клетки с транскрипционными факторами, модулируя их активность. У эмбрионов африканской шпорцевой лягушки, *Xenopus laevis* бета-катенин также участвует в разметке плана строения, концентрируясь перед гаструляцией в дорсо-анимальном секторе эмбриона.

Таким образом, ключевые гены путей развития можно воспринимать скорее как кофакторы, модулирующие активность полигенных регуляторных сетей, чем как MASTER GENES, строго детерминирующие развитие структур. По-видимому, ключевые гены на самом деле слабоспецифичны по отношению к какой-либо конкретной структуре и легко взаимно заменяются. Существование сложных и «избыточных» генетических сетей обеспечивает не только надежность, но и эволюцию генетических путей развития — возможность смены отдельными генами функции, передачу функции от одного гена другому, вовлечение в сеть ранее незадействованных генов. С другой стороны, благодаря множеству обратных связей, изменение каждого из компонентов генетической сети нежелательно — то есть консервативность компонентов сетей и является результатом их длительной коэволюции.

Следовательно, можно говорить не о мгновенном преобразовании отдельных «ключевых» генов, а только об эволюционном преобразовании регуляторных генетических сетей развития как целого.

## 2.3. Эпигенетическая регуляция онтогенеза

До сих пор подход генетики к исследованию онтогенеза основан на представлении о том, что процессы дифференциации, то есть усложнения организации по мере развития, и изменчивость этих процессов, определяются действием генов. Это порождает подчас очень односторонние оценки относительного значения генетических и эпигенетических процессов в эволюции онтогенеза. Примерами жестких определений, сделанных с позиций генетики, и высказанных в учебниках могут служить следующие высказывания: «гены служат калькой, по которой создаются признаки» (Солбриг, Солбриг, 1982, с. 58).

Однако экспериментальной эмбриологией накоплен не менее обширный арсенал данных и обобщений, описывающих эпигенетические процессы онтогенеза (см., например, Иванова-Казас, 1977; Белоусов, 1993; Гилберт, 1994).

Понятие эпигенетических процессов как характеристика процессов, происходящих в организме на посттранскрипционном уровне, было предложено Уоддингтоном (1957). Инициация и реализация этих процессов, лишь опосредованно связана с экспрессией генов, и регулируется факторами, которые невозможно напрямую закодировать в геноме, такими как пространственная структура (топология).

Однако четкого разграничения генетического и эпигенетического пути развития не существует, поскольку регуляция экспрессии генов может осуществляться эпигенетически. Например, набор генов, экспрессирующийся в фибробласте зависит от того, какая часть клетки контактирует с субстратом. Это в свою очередь определяется свойствами субстрата, например материалом из которого сделан искусственный субстрат или набором белков внеклеточного матрикса, синтезирующегося окружающими клетками. Зависит это и от набора и особенностей структуры белков фибробласта, принимающих участие в формировании контакта с субстратом.

Эпигеномность морфогенетических процессов проявляется в различных индукционных взаимодействиях, характерных для эмбрионального развития как позвоночных, так и беспозвоночных животных. Исследования эмбриональной индукции начались с опытов по пересадке дорзальной губы бластопора от эмбриона обыкновенного тритона (*Triturus vulgaris*) в бластоцель гребенчатого тритона (*Tr. cristatus*). Эта пересадка индуцировала развитие дополнительного комплекса осевых структур у эмбрионов гребенчатого тритона (рис. 9). Затем было показано, что тот же эффект

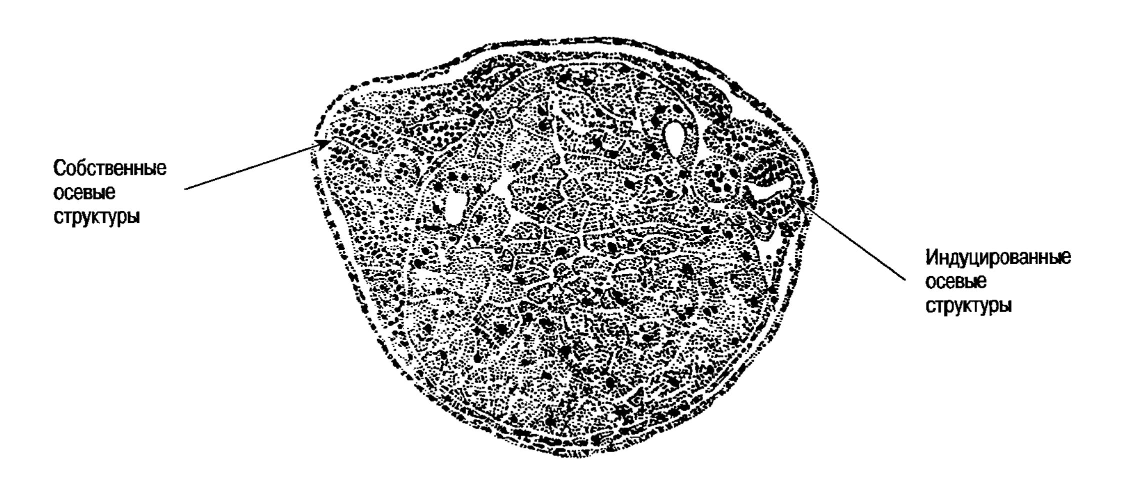



**Рис. 9.** Дополнительные осевые структуры при пересадке верхней губы бластопоров в брюшную область гаструлы обыкновенного тритона Triturus vulgaris (по Токину, 1970)

можно получить пересадками дорсальной губы бластопора не в полость бластулы, а в рану на поверхности эмбриона, в том числе на его брюшной стороне. Выяснилось, что трансплантация дорсальной губы бластопора не только от одного вида к другому, но и от представителей других отрядов и классов животных стимулирует развитие дополнительного осевого комплекса. Такой эффект дали трансплантация дорсальной губы бластопора бесхвостой амфибии жерлянки или гомологичной ей структуры (гензеновского узелка) курицы в раннюю гаструлу тритона. Эти результаты наводили исследователей на мысль о действии каких-то химических веществ, вызывающих специфическую реакцию эмбриона-реципиента. Для проверки этой гипотезы была предпринята серия опытов по пересадке убитых трансплантатов, зафиксированных спиртом, высушенных при 120 °С, обработанных соляной кислотой и т. п. В этих экспериментах также происходило формирование дополнительно комплекса осевых структур. В конце концов выяснилось, что тот же результат можно получить, имплантируя измельченные проростки овса или инъецируя витальный гистологический краситель метиленовый синий. Другими словами, оказалось, что нет специфических агентов-индукторов осевого комплекса, но есть компетенция клеток эктодермы, т. е. способность этих клеток к выбору пути развития при соответствующих (не обязательно специфических) внешних воздействиях.

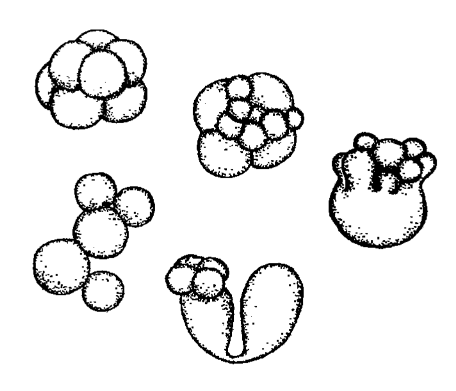
В какой-то степени причиной такого подхода к данным экспериментальной эмбриологии является недостаток данных о связи процессов морфогенеза с экспрессией генов. Например, расположение серого серпа у шпорцевой лягушки (*Xenopus laevis*) можно изменить, перевернув яйцо анимальным полюсом вниз. В результате этого, в сторону смещается уже существующий серый серп или возникает новый дополнительный. Поскольку организация цитоплазмы, в том числе и расположение серого серпа, маркирует будущие процессы гаструляции, подобные изменения приводят к формированию нового или дополнительного набора осевых структур. Как это увязать с присутствием продуктов гомеобокс-содержащих и многих других генов в дорсальной области зиготы амфибий — неизвестно.

Таким образом, существует незаполненный пробел наших знаний между данными молекулярной биологии и экспериментальной эмбриологии.

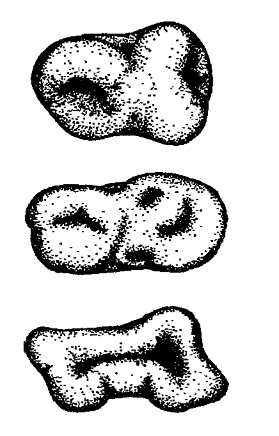
Тем не менее, в настоящее время уже понятно, что эпигенетические процессы, регулирующие онтогенез, действуют, наряду с генетическими, начиная с самых ранних этапов развития и на всех уровнях организации. На субклеточном (молекулярном) уровне ярким примером эпигенетических явлений может служить процесс формирования третичной и четвертичной структуры белка. Так, показано, что молекулы некоторых негомологичных белков (кадгерины — белки межклеточной адгезии, иммуноглобулины, цитохромы растений, бактериальные целлюлазы и транскрипционные

факторы эукариот) формируют практически идентичную третичную структуру. Это объясняется не общностью первичных структур белков, а тем, что такая конформация наиболее выгодна с энергетической точки зрения и ее формирование требует меньше времени. Другой пример — реорганизация цитоскелета и межклеточных контактов как ответ на изменение внешних (по отношению к клетке) условий. Например, изменение степени поляризации соседних клеток, адгезия клеточных мембран друг с другом или с межклеточным матриксом и т. п., имеющая большое значение для поляризации клеток и, таким образом, для морфогенезов. Эпигенетичекая регуляция может проявляться в особенностях пространственной организации дробления, связанных с количеством и распределением желтка в яйцеклетке, а так же с топологией яйцеклетки. Так, ориентация борозд делений дробления определяется положением митотического веретена в бластомерах, а оно, в свою очередь, ориентируется по направлению наиболее протяженного участка свободной от желтка цитоплазмы (правило Гертвига—Сакса). В эксперименте положение митотического веретена, а значит и ориентацию борозд легко изменить, деформировав яйцеклетку. Примером эпигенетических процессов, происходящих на уровне формирования плана строения эмбриона, является поляризация зиготы бурых водорослей рода *Fucus* под воздействием света. Наименее освещенная сторона зиготы становится ризоидным полюсом. На уровне организма от эпигенетических факторов может зависеть детерминация пола и фенотипическое проявление специфичных для самцов и самок признаков. Например от температуры, при которой происходит содержание некоторых линий дрозофилы, ее поведение может изменяться. Так, у самцов (с генотипом XY) при низких температурах происходит изменение поведения — по типу самок. Еще одним примером может быть влияние материнского эффекта. Эпигенетическими факторами регулируется так же и развитие особенностей поведения, например, изменение поведения лисят, воспитанных собакой.

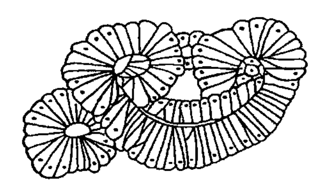
Эпигенетические процессы порождают отдельный тип изменчивости, не обусловленный генетическим и средовым факторами, влияющими на взаимодействия развивающихся структур. Эта изменчивость может быть очень сильно выражена. Так, с помощью красителей, не способных диффундировать в соседние клетки (Moody, 1987) на стадии 16 бластомеров шпорцевой лягушки, было показано, что потомки двух дорсальных клеток верхнего яруса в основном входят в состав хорды, но часть клеток-потомков этих бластомеров, индивидуально очень варьирующая, оказывается в составе нейральной пластинки или головной эктодермы Другими примерами могут служить данные по изменчивости начальных процессов гаструляции у бесхвостых амфибий (Черданцев, 2002) или изменчивость процессов дробления и формы эмбриона гидроидного полипа *Dynamena pumila* (Краус, Черданцев, 1999) (рис. 10).



Изменчивость дробления



Изменчивость формы эмбрионов



Гистологический срез через эмбрион на стадии эпителизации

**Рис. 10.** Изменчивость дробления и формы эмбрионов на стадии эпителизации поверхности у гидроидного полипа Dinamena pumila (по Краусу, Черданцеву, 1999)

Способность эмбриона или его части (той или иной закладки) восстанавливать нормальное строение и нормальный дальнейший ход развития после нарушений, вызванных как эндогенными, т. е. генетическими, так и экзогенными причинами — неблагоприятными изменениями внешней среды, или экспериментатором, называется *регуляцией развития*. Например, можно сделать суспензию из клеток бластулы морского ежа. Эти клетки соберутся снова вместе, восстановят организацию бластулы и продолжат развитие. Хотя этот эксперимент удается далеко не в 100% случаев, он достаточно нагляден. Если на стадии закладки хрусталика глаза у амфибий удалить эту закладку, ранка быстро заживает и зачаток сетчатки — глазной бокал индуцирует новую закладку хрусталика из той эктодермы, которая в отсутствие хрусталика стала бы роговицей глаза.

Подобные регуляции характерны для животных с так называемым регуляторным типом развития, в первую очередь для вторичноротых, а также для кишечнополостных. У животных с детерминированным развитием, таких как Annelidae и Articulata, эмбриональная регуляция развита несравненно слабее. Однако, ее элементы свойственны и этим животным. Например, у полихеты *Chaetoplectrus* при разъединении двух первых бластомеров А и В развитие нарушается полностью — формируются две неорганизованные группы клеток, которые затем гибнут. Однако, из бластомера CD получается практически нормальная трохофора. Надо добавить, что ослабление эмбриональной регуляции не означает ее исчезновения. У кольчатых червей, и не только у них, регуляторные процессы в полной

мере проявляются у личинок и(или) у взрослых организмов в форме регенерации. У тех же полихет регенерационные способности развиты очень сильно — животное можно разорвать на несколько частей, каждая из которых восстановится до целого организма. Регуляция морфогенеза известна у ракообразных, пауков и насекомых.

И. И. Шмальгаузен был, по-видимому, одним из первых, кто понял, что и дифференциация — усложнение строения организма в процессе онтогенеза и регуляция развития представляют собой два аспекта одного и того же явления — взаимодействия развивающихся закладок. Устойчивость признаков рассматривается здесь «не как свойство генов, а как выражение взаимозависимости частей развивающегося организма» (Шишкин, 1988, с. 147; Шмальгаузен, 1982, с. 57). При этом устойчивость процессов дифференциации и регуляции — следствие эволюции онтогенеза, выражающейся, главным образом, в повышении надежности процессов индивидуального развития, что необходимо для достижения конечного результата — стадии половой зрелости, и оставления потомства в количестве, достаточном для поддержания численности популяции.

На основе этой концепции появилась сформулированная Шмальгаузеном (1938, цит. по 1982) теория онтогенетических корреляций — взаимодействий развивающихся частей организма, основанных на принципе обратной связи. Эти же взаимодействия для уровня морфогенезов Д. П. Филатов (1939) назвал формообразовательным аппаратом, а К. Г. Уоддингтон (Waddington, 1957) — креодом развития. Подход Шмальгаузена шире, так как он охватывает три уровня коррелятивных взаимодействий: геномные корреляции — взаимодействия между генами развивающегося организма; морфогенетические корреляции, соответствующие терминам «формообразовательный аппарат» Филатова и «креод развития» Уоддингтона; эргонтические корреляции — взаимодействия на уровне уже функционирующих подсистем организма (а не зачатков структур).

Геномные корреляции представляют собой взаимодействия молекулярного уровня, определяющие развитие организма как целостной системы. Шмальгаузен, выделяя эту группу корреляций в 1938 г., основывался на существовании явлений сцепления, плейотропии и аллельных взаимодействий генов. Теперь к проявлениям геномных корреляций можно отнести и эффект положения гена, и последствия встраивания мобильных генетических элементов, и конверсию генов, и все неаллельные взаимодействия, такие как эпистаз или супрессия. Межгенные взаимодействия поддерживают нормальный ход индивидуального развития, а их нарушение — искажают.

Морфогенетические корреляции обеспечивают устойчивость морфогенезов, задействованных в формировании пространственной структуры многоклеточных животных. Они работают как в самых общих дифферен-

циациях, таких как формирование осей тела и образование зародышевых листков, так и в органогенезах, при формировании закладок органов и их дифференцировке. В целом, система морфогенетических корреляций представляет собой набор все более частных формообразовательных аппаратов, подготавливающих органы, ткани и клетки к функционированию, направленному на обеспечение жизнедеятельности и приспособленности организма как целого. Примеры морфогенетических корреляций приведены выше, как примеры эпигенетических взаимодействий развивающихся зачатков. Следует еще раз подчеркнуть, что они действуют одновременно с геномными корреляциями. Однако, связь геномных и эпигеномных морфогенетических корреляций не ясна.

Важной чертой морфогенетических зависимостей является их устойчивость. Связь между подсистемами формообразовательного аппарата сохраняется даже при сильных внешних воздействиях и эндогенных нарушениях работы самих подсистем. Эту устойчивость можно проиллюстрировать как результатами экспериментов, так и наблюдениями в природе.

На молодых головастиках травяной лягушки *Rana temporaria* было изучено влияние рентгеновского облучения на индукцию роговицы хрусталиком глаза (Попов, 1967). Индукция проявляется в том, что над хрусталиком эктодерма депигментируется и ее клетки дифференцируются в прозрачные плоские клетки роговицы глаза. В опыте на место эктодермы, которая в норме должна стать роговицей, пересаживали эктодерму, вырезанную из других частей зародыша, а затем зародыш подвергался рентгеновскому облучению. В контроле индукционные взаимодействия между хрусталиком и пересаженной эктодермой осуществлялись с 9 по 20—25 день развития головастика (от оплодотворения). Такой длительный период индукционной способности хрусталика повышает надежность формирования нормального глаза, защищая этот процесс от возможных экзогенных и эндогенных нарушений. Оказалось, что слабые дозы облучения 10—15 Р стимулировали индукцию. Она проходила с 5 по 14 день развития головастика. Доза разового облучения 100 Р не влияла на индукционный процесс. Доза 300 Р смещала индукцию на период с 13 по 16 день развития, причем у 5 % облученных головастиков индукции не наблюдалось совсем. Доза 600 Р смещала индукцию на 18—28 дни развития, причем она наблюдалась лишь у 10 % головастиков. Доза 700 Р полностью блокировала индукцию роговицы. При облучении повреждающий эффект обусловлен, главным образом, появлением большого количества свободных радикалов — обломков молекул, поврежденных квантами излучения. Радикалы химически активны, они нарушают метаболизм клеток и являются мутагенами. Обращает на себя внимание устойчивость индукционных взаимодействий по отношению к очень высоким дозам облучения, иллюстрирующая прочность морфогенетических корреляций.

Аналогичная ситуация наблюдается в природе. В загрязненной воде водоемов, находящихся в черте города Москвы, икра травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек подвергается интоксикации комплексом химических веществ, в который входят поваренная соль, смываемая талыми водами с московских улиц, ионы $Al^{3+}$, ионы тяжелых металлов, нефтепродукты и т. п. Методами статистической обработки данных, полученных при измерении признаков эмбриона на стадии гаструлы, показано, что в таких условиях увеличивается изменчивость процесса гаструляции (рис. 11). Однако, из приведенных иллюстраций видно, что при увеличении изменчивости признаков, усиливаются и коррелятивные зависимости между ними. Вероятно, именно это обеспечивает достижение эмбрионами нормального конечного результата развития. Это, по-видимому, одно из немногих, если не единственное наблюдение в природе, подтверждающее прочность морфогенетических корреляций.

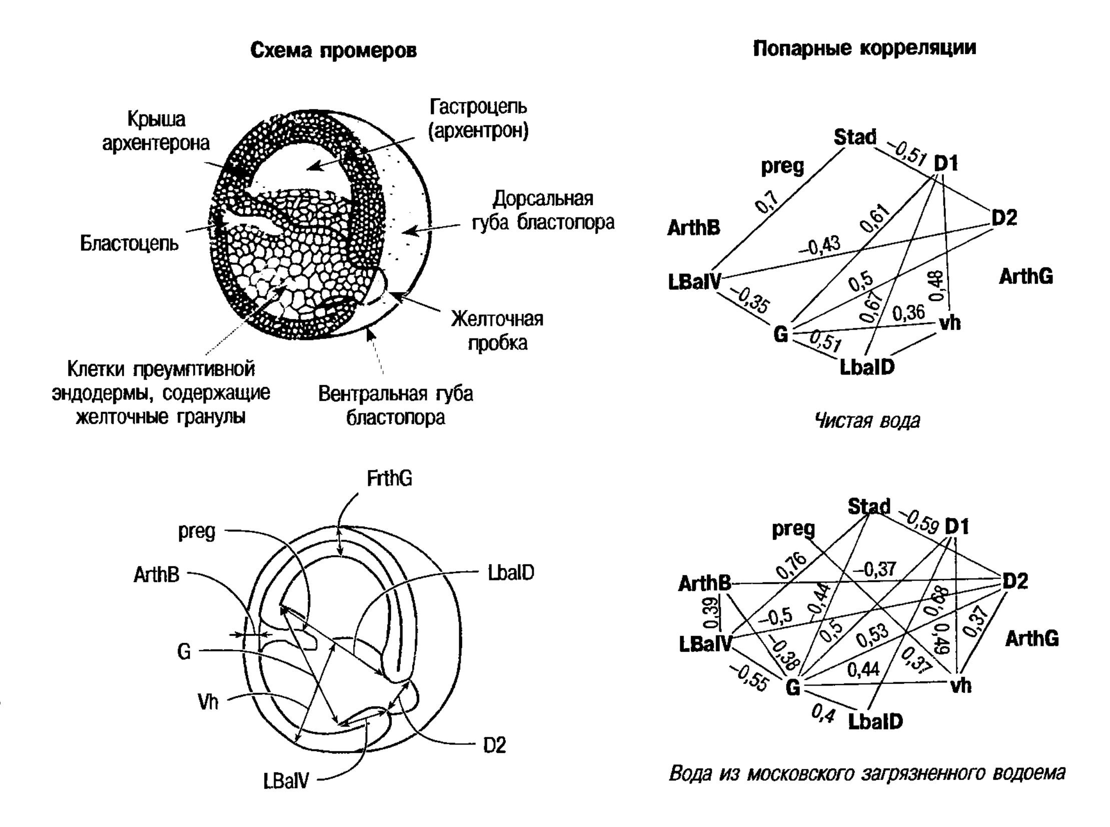



**Рис. 11.** Коррелированность процессов гаструляции у травяной лягушки Rana temporaria в зависимости от качества среды обитания (по Северцову, Северцовой, 2001)

Морфогенез создает основу для дальнейшей «дошлифовки» или «доводки» организма на основе аллометрического роста его подсистем и эргонтических корреляций, которые регулируют морфофункциональные связи органов, тканей, клеток, органелл и биологических молекул в течение всего жизненного цикла.

Эргонтические корреляции — третий тип онтогенетических корреляций, выделенный Шмальгаузеном (1938, цит. по 1982) — начинают проявляться по мере начала функционирования подсистем организма. По определению, эти корреляции представляют собой весь комплекс функциональных связей между подсистемами организма. Надо отметить, что эргонтические корреляции на внутриклеточном уровне организации начинают действовать практически одновременно с геномными и морфогенетическими. Такие процессы, как перестройка цитоскелета, функционирование мембранных насосов клетки, взаимодействие внутриклеточных органелл, митоз и т. п. обеспечиваются эргонтическими корреляциями. На более высоких уровнях организации, например на органном, эргонтические корреляции начинают действовать до полного завершения морфогенеза. Например, ребенок начинает ходить раньше, чем заканчивается рост и морфогенез ног, в частности, окостенение скелета конечностей и рост костей.

У животных морфогенетические и эргонтические корреляции различаются довольно четко. Морфология сердца — образование четырехкамерности у млекопитающих или птиц, формирование клапанов, дифференциация кардиомиоцитов и т. д. — результат морфогенеза. Сила сердечной мышцы, определяющая интенсивность кровотока в легочных артериях и аорте, коррелированная с ней степень развития коронарного кровообращения, индивидоспецифическая частота сердечного ритма — результат эргонтических корреляций, в просторечии — тренированности сердца.

У растений граница между геномными, морфогенетическими и эргонтическими корреляциями не выражена. Фитогормоны, определяющие морфогенез высших растений (ауксины, гибберлины, абсцизовая кислота и др.) действуют в течение всего жизненного цикла. Так, например, гормоны роста растений, гибберлины, стимулируют рост стебля. У культурных злаков (пшеница, рис, кукуруза) — это гибберлин А. Он вызывает удлинение междоузлий, что приводит к высокорослости растений. Есть два типа мутаций, вызывающих карликовость культурных злаков: мутации, нарушающие биосинтез гибберлина, и мутации, нарушающие восприимчивость тканей растения к этому гормону, например, мутация Rht (reduced height). Второй тип мутаций был использован в селекции при создании карликовых сортов с короткой соломиной. Эти сорта более продуктивны, особенно в засушливом климате (Мексика, Индия). Они требуют меньше влаги, а питательные вещества, полученные в результате фотосинтеза, расходуются не столько на рост соломины, сколько на формирование зерна.

Можно добавить, что и у животных гормональную регуляцию процессов онтогенеза можно с равным успехом считать проявлением как морфогенетических, так и эргонтических корреляций. Например, сложные морфогенезы, обеспечивающие преобразование строения головастика в процессе метаморфоза, то есть превращение его в лягушонка, происходят под действием гормонов щитовидной железы, главным образом, тироксина. Перестраиваются череп и позвоночник, исчезает хвост, исчезают жаберные щели, перестраивается весь пищеварительный тракт, меняется строение кожи, в которой появляются многоклеточные слизистые железы, словом, меняется вся организация. Но у головастика все перечисленные (и неупомянутые) подсистемы организма уже функционировали. Поэтому трудно судить, к какому классу корреляций относится гормональная регуляция метаморфоза.

Чрезвычайная сложность внутриорганизменных связей, являющихся предметом изучения биохимии, физиологии, функциональной морфологии и ряда других наук, не позволяет дать даже поверхностный обзор эргонтических корреляций. Их значение выявляется, прежде всего, при анализе последствий морфологических или функциональных нарушений. Так, пороки сердца — неполное смыкание сердечных клапанов, может быть в значительной степени компенсировано усилением кровотока, обусловленным увеличением силы сокращения сердечной мышцы. Наглядным примером последствий нарушения функциональных связей (эргонтических корреляций) может служить череп ондатры (*Ondatra zibethica*) (рис. 12). На фотографии, опубликованной в журнале «Охота и охотничье хозяйство», представлен череп с аномально разросшимися левыми резцами верхней и нижней челюстей и правыми резцами нормального размера. У грызунов резцы растут непрерывно и непрерывно стачиваются в процессе потребления пищи, оставаясь при этом острыми, так как наружный эмалевый слой тверже дентина и стачивается медленнее. У ондатры, изображенной на фотографии, произошло минимальное нарушение морфогенеза — была незначительно нарушена билатеральная симметрия черепа. Левые резцы утратили контакт друг с другом и перестали истираться, а правые сохранили этот контакт и нормально функционировали. Таким образом, нарушение эргонтической зависимости левых резцов привело к их неограниченному росту. По сообщению автора фотографии и заметки, охотника С. Гоголева, добывшего этот экземпляр, при этом ондатра была нормально упитана — весила 920 г при длине тела 30 см, то есть правые резцы, сохранившие

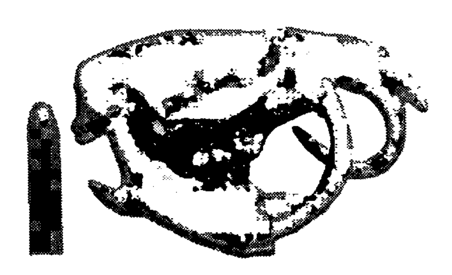


**Рис. 12.** Череп ондатры Ondatra zibethica. Нарушение эргонтических корреляций. Пояснения в тексте.

эргонтическую зависимость, обеспечивали ей нормальное питание. Этот случай иллюстрирует не только нарушение системы эргонтических корреляций, но и наличие у организма компенсаторных механизмов, некоторого «запаса прочности», обеспечивающего выживание в экстремальных условиях.

Функциональные взаимодействия подсистем организма обеспечивают его целостность и приспособленность в течение всей жизни. Однако, основу для них создает морфогенез.

Предложенная Уоддингтоном концепция креодов развития, так же как и концепция морфогенетических корреляций Шмальгаузена, основана на представлении об эпигеномности и устойчивости морфогенеза. Креод, согласно Уоддингтону — устойчивый канал развития, который можно представить себе в виде оврага, по которому течет ручей. Исток оврага — начало развития, русло — сам процесс развития. Устье — окончание данного морфогенеза, дающее начало либо новому морфогенезу, подобно тому, как завершение гаструляции дает начало нейруляции, либо оканчивающееся формированием органа, готового к функционированию. Берега оврага — пороги устойчивости, обеспечиваемые прочностью морфогенетических связей внутри креода, то есть морфогенетическими корреляциями внутри данного формообразовательного аппарата, а также относительной автономностью друг от друга синхронных морфогенетических процессов.

В эмбриологии давно сформировалось представление о зависимых дифференцировках, характерных для ранних этапов того или иного мофогенеза, и независимой дифференцировке уже сформировавшегося формообразовательного аппарата. Примером может служить влияние окружающих тканей на направление роста закладки конечности тритона (рис. 13).

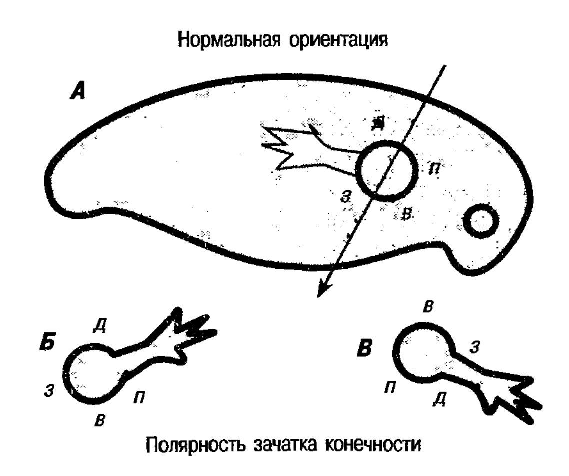



**Рис.13.** Направление роста конечности при повороте его закладки на 180° (по Токину, 1970)

Из рисунка видно, что на направление роста конечности влияет ее окружение, то есть начальные этапы дифференцировки конечности зависят от взаимодействия с другими креодами. Однако, начав развиваться, закладка формирует нормальную конечность, то есть происходит ее независимая дифференцировка, определяемая взаимодействиями внутри креода.

Переключение креодов может происходить под действием генетических факторов, например, в результате изменения генетических взаимодействий или эпигенетических взаимодействий. Примером последнего может служить гаструляция у морского гидроида *Phialidium gregarinum*. В норме гаструляция осуществляется путем униполярной иммиграции клеток из стенки эпителиальной бластулы в бластоцель. В эксперименте клетки эмбрионов диссоциировали, а затем реагрегировали. В агрегате клеток полости бластулы не образуется, а гаструляция происходит за счет эпителизации наружных клеток — как у других гидроидов, у которых в норме нет стадии бластулы. Переключение креодов может происходить и под действием внешних факторов. В этом случае наиболее наглядно формирование дискретных адаптивных модификаций, вызываемых пороговыми или сигнальными воздействиями внешних условий (см. 2.4.2).

Классическим примером сигнального действия могут служить три модификации, а значит три креода развития, листьев у водного растения стрелолиста (*Sagittaria sagittifolia*) (рис. 14). Если стрелолист растет в мелкой воде, у него развиваются стоячие воздушные листья со стреловидной пластинкой и толстыми черешками. В более глубокой воде развиваются плавающие листья, округлой формой напоминающие листья кувшинки и обладающие тонкими длинными черешками. В еще более глубокой воде

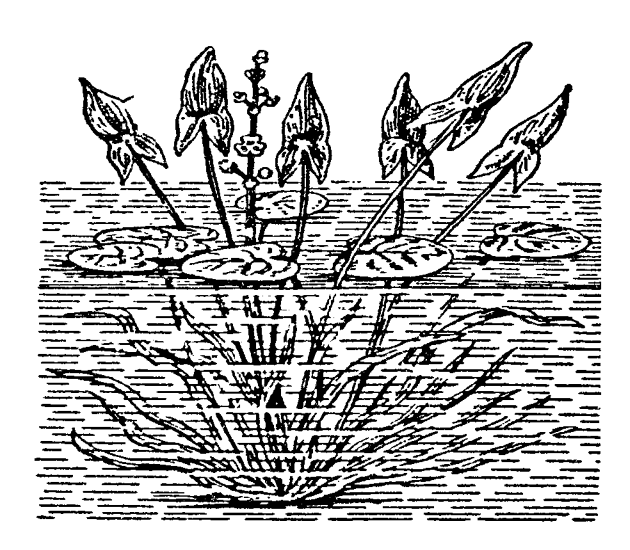


**Рис. 14.** Три модификации листьев у амфибиотического растения стрелолиста Sagittaria sagittifolia (из Шмальгаузена, 1969)

развиваются лентовидные подводные листья без черешков. Каждую из трех модификаций вызывает интенсивность освещенности почек, закладывающихся в предыдущем сезоне. Хорошая освещенность стимулирует развитие воздушных листьев, ухудшение освещенности — плавающих, дальнейшее ухудшение освещенности — подводных.

Модель креода наглядно демонстрирует принцип эпигеномной регуляции развития. Подобно тому, как брызги ручья стекают с берегов оврага обратно в поток, слабые нарушения морфогенеза, независимо от причин их вызывающих, регулируются благодаря прочности морфогенетических корреляций. Так, несмотря на увеличение изменчивости процессов гаструляции у эмбрионов лягушек, развивающихся в загрязненной воде московских водоемов, их развитие обычно завершается формированием нормального головастика. Смертность на стадии гаструлы составляет около 4,2 %.

Несмотря на то, что относительная роль генетической и эпигенетической регуляции морфогенеза еще не выявлена, очевидно, что мутации могут повлиять на него либо ускорив, либо замедлив, либо исказив формирование тех или иных компонентов формообразовательного аппарата, что влечет за собой более или менее сильное нарушение морфогенетических корреляций.

Только сильные изменения начальных условий развития могут перевести морфогенез в другой креод, то есть исказить его или сделать дальнейшее развитие невозможным. Подобные изменения могут быть в той или иной степени компенсированы, благодаря существованию обратных связей между креодами, или в результате действия эргонтических корреляций. Однако, при отсутствии компенсации, они понижают приспособленность организма, в пределе до летали.

Из сказанного следует одно из важнейших положений эпигенетического подхода к трактовке микроэволюции, развитого Шмальгаузеном и Уодингтоном (см. также Шишкин 1984а, б, 1988). Согласно этому положению, **материалом для отбора служат не отдельные мутации или комбинации аллелей, а комплексы малых по своему фенотипическому выражению наследственных изменений.** Крупная мутация нарушает нормальное развитие. Последствия малой мутации регулируются взаимодействиями на уровне креода. Комплекс малых мутаций способен изменить креод, не ломая его. Следует только подчеркнуть, что сам этот комплекс аллелей формируется под действием отбора. Накапливаются те наследственные уклонения, которые либо регулируются, либо компенсируются, либо нейтральны.

Это представление имеет косвенные подтверждения со стороны генетики. Добжанский (Dobrzhansky, 1970) противопоставлял чрезвычайную изменчивость генотипов, выявляемую методами генетического анализа, фенотипическому, как он выразился, мономорфизму популяций.

После полного секвенирования генома человека (около 3 млн п. н.) выяснилось, что он содержит около 26—30 тыс. структурных генов, почти

в 2 раза меньше, чем считалось ранее. Следовательно, вся сложность строения и функционирования нашего организма обусловлена эпигенетическими взаимодействиями.

## 2.4. Фенотипическая изменчивость и норма реакции

Путь от транскрипции любого аллеля до формирования дефинитивного признака, взаимодействующего со средой и влияющего на приспособленность организма настолько сложен и малоизучен, что эту проблему разрабатывают с двух сторон: молекулярная биология исследует начальные этапы экспрессии генов, а биология развития и феногенетика (генетика развития) исследуют его методами эмбриологии и классической генетики. Оба эти подхода еще не сомкнулись, поэтому приходится характеризовать их по отдельности.

***Генотип и фенотип***

Согласно автору терминов «генотип» и «фенотип», великому датскому генетику Иогансену (1908), *генотипом* называется комплекс наследственных особенностей организма, а *фенотипом* — вся организация особи (включая организацию хромосом и клеточного ядра), кроме генотипа. Следует обратить внимание на общие свойства организации фенотипической изменчивости, поскольку именно фенотип определяет приспособленность организма, а, следовательно, и подвергается действию отбора.

Влияние на фенотип генетических изменений (мутаций), нарушающих биохимические процессы, может быть двояким.

Большинство мутаций, проявляющихся в фенотипе, в той или иной степени плейотропны, то есть меняют многие признаки организма. Классическим примером плейотропии может служить мутация, приводящая к возникновению заболевания у людей — серповидноклеточной анемии. Эта полурецессивная мутация приводит к замене глутамина на валин в шестом положении b-цепи гемоглобина. Сама b-цепь состоит из 146 аминокислотных остатков. В гетерозиготном состоянии мутация приводит к понижению сродства гемоглобина к кислороду и изменению формы эритроцитов (они приобретают форму ущербного месяца). В тропиках, где распространен малярийный плазмодий данная форма эритроцитов имеет адаптивное значение: в подобные эритроциты не может внедриться малярийный плазмодий. Вместе с тем, люди, несущие в гетерозиготе эту мутацию, страдают анемией: их тканям и органам не хватает кислорода, что приводит к развитию компенсаторных физиологических реакций. В гомозиготном состоянии серповидноклеточная анемия летальна. Таким образом, комплексное изменение фенотипа может быть результатом одной мутации (рис. 15).




**Рис. 15.** Фенотипические проявления мутации серповидно-клеточной анемии у человека

У мух *Drozophila*, несущих мутацию vestigial, вызывающую редукцию крыльев, при высокой плотности населения, больше 200 мух на пробирку, гибнут примерно 40 % особей, гомозиготных по данной мутации. При плотности населения менее 100 мух на пробирку жизнеспособность гомозигот vestigial не ниже, чем у дикого типа. Этот пример также демонстрирует плейотропность мутации, ее влияние на такой сложный многокомпонентный признак как чувствительность мух к плотности и связанную с этим жизнеспособность.

Изменчивость большинства количественных, то есть счетных и мерных признаков, полигенна. Среди множества генов, влияющих на подобные признаки, можно выделить один—два гена, обладающих сильным действием и несколько генов слабого действия, модифицирующих фенотипическое проявление генов «сильного действия». Так, у синантропного сизого голубя *Columba livia* меланистическая окраска оперения опосредована действием двух генов «сильного действия»: Black и Dark. Каждый из них определяет

характер локализации меланина на опахалах кроющих перьев, то есть разные типы меланизации. Однако, определяющую роль в формировании окраски играет ген, аллель дикого типа которого дает шиферно-серую окраску птиц. Кроме того, расцветку оперения могут модифицировать аллели еще 5—6 генов со слабым действием. Эта генетическая изменчивость обусловливает полиморфизм голубей по окраске оперения (Обухова, Креславский 1984, 1985).

Явления плейотропии и полигении затрудняют анализ генетической основы фенотипической изменчивости. Часто приходится констатировать не участие тех или иных генов в формировании признака, а существование неких генетических факторов. Например, на вес плода томатов влияют, по-видимому, 16 подобных факторов (Жученко, 1980). В такой ситуации более информативным и более простым методически подходом становится оценка генетической компоненты изменчивости признаков с помощью вычисления коэффициентов их наследуемости:

$$h^2_g = \frac{\sigma^2_g}{\sigma^2_g + \sigma^2_\varepsilon} = \frac{\sigma^2_g}{\sigma^2_p}$$

где $h^2g$ — коэффициент наследуемости, $\sigma^2g$ — генетически обусловленная дисперсия изменчивости признака, $\sigma^2e$ — дисперсия признака, обусловленная воздействием внешней среды, а $\sigma^2p$ — общая (фенотипическая) дисперсия признака.

Достаточно надежная оценка генетической компоненты изменчивости получается при использовании сибсов (братьев и сестер), выращиваемых при разных условиях среды, что усиливает средовую компоненту дисперсии.

Коэффициент наследуемости зависит от аддитивной компоненты генетической изменчивости и межгенных взаимодействий, также влияющих на изменчивость фенотипических признаков. При детальном генетическом анализе часто выясняется, что эти взаимодействия влияют на характер проявления фенотипических признаков и, тем самым, на их адаптивность. Выявлено много типов взаимодействий генов. Не считая аллельных отношений, в том числе кодоминирования и сверхдоминирования, в учебниках генетики обычно рассматривают комплиментарность, эпистаз, полимерию, сцепление и эффект положения.

При формировании фенотипической изменчивости не менее важным фактором, чем наследственная информация, является действие окружающей среды. Изменчивость фенотипов любой выборки данного вида определяется разнообразием генотипов — это генетическая, наследственная компонента изменчивости, и разнообразием влияний внешней среды, модифицирующих проявлений генов — это паратипическая компонента изменчивости. Многие факторы среды, такие как сезонные изменения погоды и химического состава среды, изменения освещенности, колебания обеспеченности какими-либо

ресурсами действуют одинаково на всех особей данной популяции. Реакции организмов на подобные воздействия тоже сходны. Соотношение этих двух типов изменчивости иллюстрируется классической работой Р. Вольтерека (цит. по Филипченко, 1923) по изменениям высоты шлема у веслоногого рачка *Hyalodaphnia* (рис. 16). Среднее значение высоты шлема меняется по сезонам года, в зависимости от плотности воды, определяемой ее температурой. Чем выше плотность воды, тем ниже шлем. Это паратипическая, она же средовая компонента фенотипической изменчивости. Вместе с тем, как видно на графике, при анализе изменчивости высоты шлема рачка отдельно весной, летом и осенью в каждой выборке наблюдается нормальное распределение значений этого признака. Это индивидуальная изменчивость, обусловленная генетическими различиями особей в выборке.

Н. В. Тимофеевым-Ресовским в 1929 г. были предложены два понятия — экспрессивность и пенетрантность. Экспрессивность (выразительность) — это степень фенотипического выражения мутаций у данной особи. Чем выше экспрессивность — тем сильнее фенотип изменен данной мутацией. Экспрессивность оценивается по количеству (проценту) особей с максимальным выражением мутации в фенотипе. Экспрессивность можно изменить воздействием среды на развивающийся организм. Например, чис-

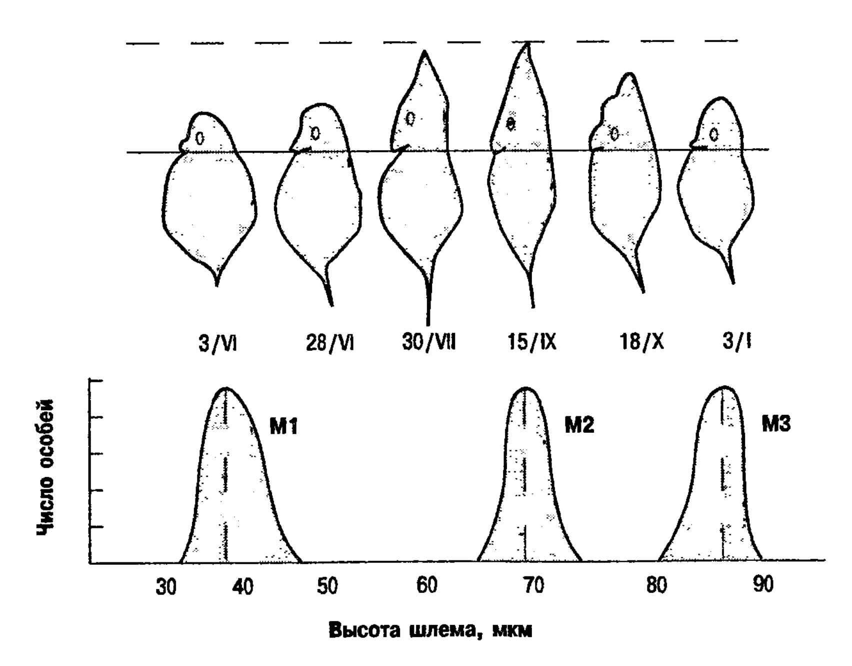



**Рис. 16.** Изменение и изменчивость высоты головного шлема у Hyalodaphnia (из Филипченко, 1923; по Вольтерреку)

ло фасеток глаз дрозофилы при мутации Bar — лентовидного глаза, зависит от температуры (рис. 17). Однако, экспрессивность можно изменить и действием отбора. Например, Н. В. Тимофеев-Ресовский, ведя направленный отбор, изменил экспрессивность мутации vti у дрозофилы. Эта мутация нарушает поперечные жилки крыльев. Ее фенотипическое выражение варьирует от прерывания жилок до полной их редукции. Из 30 мутантных линий удалось получить две со 100 % экспрессивностью. У остальных 28 линий, полученных в результате отбора на усиление экспрессивности, этот показатель варьировал от 15 до 90 %.

Другая важная характеристика фенотипического выражения мутаций — пенетрантность (проникающая способность), характеризующая устойчивость фенотипа по отношению к мутационному изменению. Пенетрантность оценивают по частоте (проценту) особей, у которых данная мутация проявляется в фенотипе, независимо от степени ее проявления. Так, пенетрантность мутации Bar — мутации «лентовидного глаза», приводящей к редукции передних и задних фасеток глаза дрозофилы, — 100 %, а пенетрантность мутации eyeless — мутации «безглазости», эффект которой выражается в редукции всех фасеток глаза, за исключением центральных, меньше 100 %. Кроме того, у гомозигот последней мутации изменчивость при одинаковых внешних

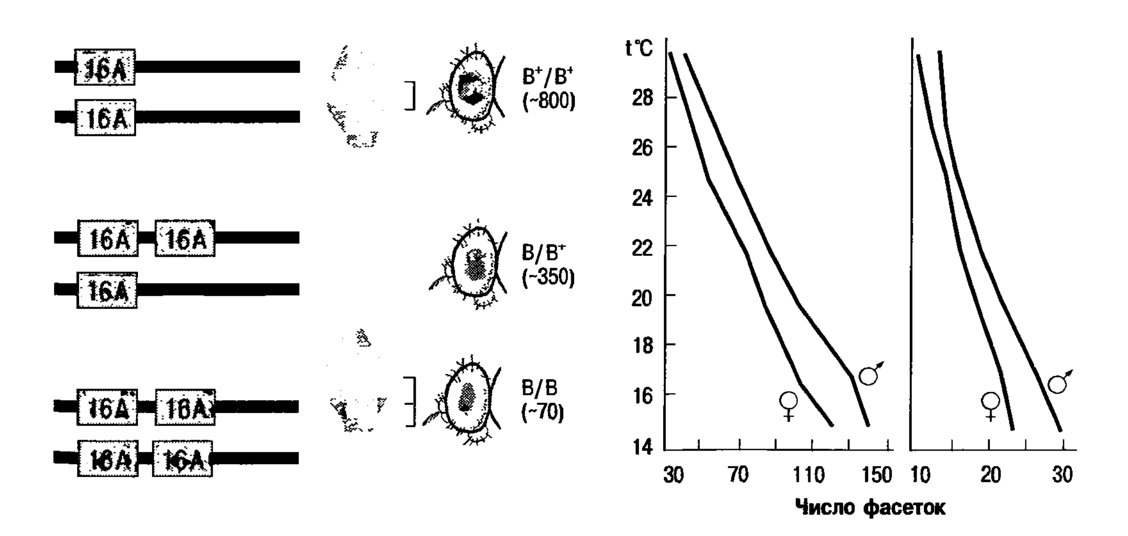



Рис. 17. Зависимость фенотипического выражения мутации BAR (лентовидный глаз) у дрозофилы от дозы гена, эффекта положения и температуры развития мух (по Шмальгаузену, 1946 и Инге-Вечтомову,1989)

условиях колеблется от отсутствия глаза до нормы. При этом у одной мухи правый и левый глаза могут испытывать разную степень редукции. Пенетрантность можно изменить и прямым воздействием факторов среды и путем отбора. Примером изменения пенетрантности может служить мутация abnormal abdomen — ненормальное брюшко у *Drosophila melanogaster* (рис. 18). Эта мутация выражается в нарушениях сегментации и пигментации брюшка мух. На влажном корме мутация «ведет себя» как доминантная и имеет 100 % пенетрантность. На подсушенном корме пенетрантность понижается по мере уменьшения влажности и мутация становится рецессивной. М. М. Камшилов путем отбора на пенетрантность изменил фенотипическое выражение этой мутации на противоположное. Она стала доминантной на подсушенном корме. В эксперименте с мутацией vti Н. В. Тимофеев-Ресовский в 9 из 30 линий получил путем отбора 100 % пенетрантность.

В ряде случаев средовые воздействия могут изменять фенотипическое проявление мутации, затрагивающей формирование сложных полигенных признаков, настолько, что эффект мутации может оказаться не вредным для особи, а «условно полезным», т. е. повышающим приспособленность в данных условиях среды. Например, особи *Drosophila funebris*, имеющие мутацию *eversae* при пониженной температуре (15°—16°С) обладают меньшей жизнеспособностью, чем особи дикого типа. Выживает 98,3 %, при нормальной температуре она более жизнеспособна — 104 %, а при повышенной температуре (28°—30°С) снова менее жизнеспособна (98,5 %).

Аналогично, особи, несущие в генотипе мутацию white (белые глаза) при нормальной, около 20° температуре развития демонстрирует повышенную смертность. В смешанных культурах мухи дикого типа вытесняют мух, несущих мутацию. При повышенной температуре, около 25°, картина обратная. Мухи, несущие мутацию white, вытесняют мух дикого типа. Таким

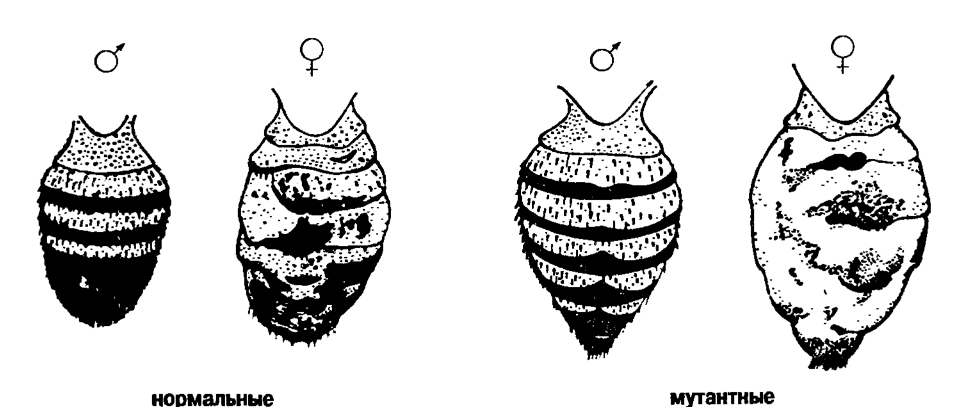



**Рис. 18.** Доминантная мутация abnormal abdomen у Drosophila melanogaster (по Шмальгаузену, 1968)

образом, плейотропные проявления мутаций в сочетании с изменениями внешних условий могут давать их носителям селективное преимущество.

Однако, такие мутации, по-видимому, очень редки. По данным, приведенным И. П. Дубининым, в популяциях *Dr. melanogaster* частота рецессивных гомозигот, повышающих жизнеспособность, колеблется от 0,24 до 3 %, тогда как часть полулеталей составляет от 15,79 % до 48,88 %. А частота леталей от 9,4 до 38,9 %. Исходя из этих данных, трудно предполагать, что «полезные» мутации могут служить материалом для естественного отбора, тем более, что в нормальных условиях среды, то есть в тех условиях, в которых обычно существуют популяции диких видов, такие мутации не проявляют своего «полезного» действия.

Обсуждение приспособительного значения плейотропных проявлений мутаций, моногенного гетерозиса, существования «условно вредных» и «условно полезных» мутаций, повышающих приспособленность их носителей при изменении условий среды, имеют в своей основе попытку ответа на вопрос: каковы те мутационные изменения генотипа, которые могут быть подхвачены естественным отбором? Однако, мутации как таковые проявляются в фенотипе только у прокариот. У эукариот фенотипическое проявление мутаций всегда опосредуется межгенными взаимодействиями.

Моногенные признаки, подвергающиеся менделевскому расщеплению и наследующиеся дискретно, несомненно представляют собой результат эволюции — формирование «супергенов». Примером может служить наследование миметической окраски у самок бабочек африканских парусников *Papilio dardanus* (рис. 19).

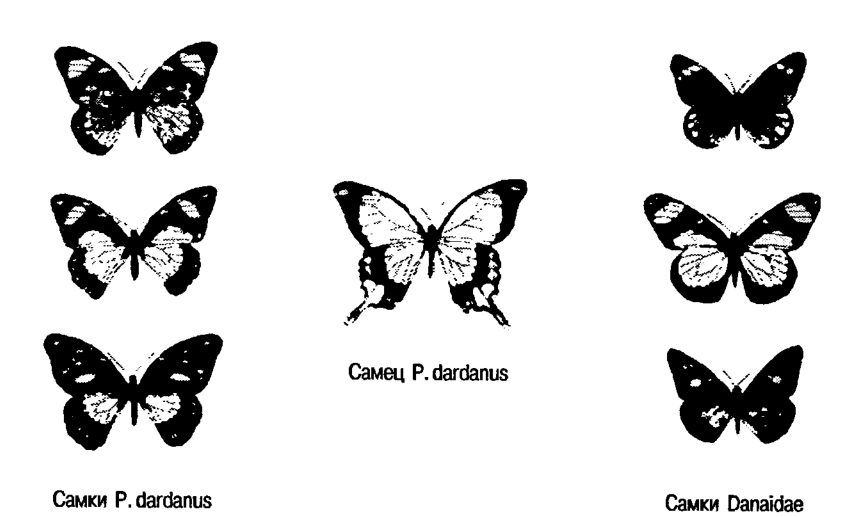



**Рис. 19.** Мимикрия у африканского парусника Papilio dardanus (пояснения в тексте)

На Коморских островах, Мадагаскаре и в Сомали самцы и самки *P. dardanus* имеют желтую окраску и не мимикрируют, так как в этих областях нет непоедаемых птицами видов, которые могут служить моделями для мимикрии. Во всех других областях Африки, населенных *Papilio dardanus*, самцы сохраняют видоспецифическую окраску, а самки мимикрируют под те виды непоедаемых птицами бабочек, которые преобладают в данной области. Обычно это бабочки семейства Danaidae, главным образом рода *Amauris*. В южной и восточной Африке *Papilio dardanus f. cenea* подражает либо *Amauris albimaculata*, либо *A. echevia*, *P. dardanus hypposonoides* в Центральной Африке мимикрирует под *A. niavius dominicanus*, *P. dardanus trophonius* имитирует *Danais chryippus*. На западном побережье Африки, где *A. niavius dominicanus* сменяется другим подвидом — *A. niavius niavius*, сменяется и форма парусников: вместо *P. dardanus hypposonoides* встречается *P. dardanus hyppocoon*. При скрещивании всех этих форм происходит простое, моногибридное расщепление окрасок, причем жестко сцепленное с полом. Иными словами, каждая миметическая окраска контролируется одним геном, находящимся в половой хромосоме самок. Понятно, что такой суперген, как его назвал П. Шеппард (1970), то есть, по сути дела, сложный генный комплекс, так как мимикрия связана с формой крыла, поведением и некоторыми другими признаками, складывался постепенно в процессе эволюции под действием отбора.

Анализ влияния среды на формирование фенотипической изменчивости был бы не полным без упоминания материнского эффекта, выражающегося во влиянии фенотипа матери на фенотип потомков. Фенотипическая компонента материнского эффекта в простейшем случае выражается в обеспечении питательными веществами раннего развития потомков. Если материнское растение росло в хороших условиях, то и зерна или плоды, образовавшиеся на нем, будут богаты запасными веществами, что обеспечит усиленное развитие проростков и их лучшую устойчивость к неблагоприятным воздействиям.

Однако, помимо фенотипической компоненты следует учитывать и генотипическую компоненту материнского эффекта, примером которой может служить резус-несовместимость матери и плода. Резус фактор (Rh), открытый впервые у макак-резусов, содержит несколько антигенов, способных проникать через плаценту. Люди, не имеющие этих антигенов, обозначаются как резус-отрицательные, имеющие — как резус-положительные. Если мать резус-отрицательна, а отец резус-положителен, у плода возникает гетерозигота Rhrh. Поэтому у эмбриона есть антиген Rh. Он проходит через плаценту в организм матери и вызывает в нем образование антител. Антитела проникают через плаценту в кровь и связываются с антигенами Rh, локализованными на оболочках эритроцитов. В результате, у плода начинается разрушение эритроцитов — эритробластоз. Первая беременность при резус несовместимости родителей, пока антител еще немного, может закончиться благополучно. Последующие обычно ведут к трагическим последствиям.

***Норма реакции***

Нормой реакции называются пределы, в которых фенотип может изменяться под действием среды без изменения генотипа. Возможность этих изменений, обусловлены генетически.

Классическим примером изменения фенотипа без изменения генотипа является опыт, проведенный Г. Бауэром, который разрезал вдоль корень одуванчика и одну его половину высадил на альпийском лугу высоко в горах, а другую — в долине. Та часть растения, которая была посажена в долине, то есть в более благоприятных условиях, имела крупные, слабо вырезанные, прямостоящие листья. А часть растения, выращенная высоко в горах, имела мелкие сильно вырезанные листья и укороченные цветоносы. Результат опыта изображен на рис. 20. Опыт нагляден тем, что не только демонстрирует комплексность факторов среды, вызывающих данные изменения, но и подтверждает то, что эти изменения происходят в пределах нормы реакции генотипа, он един у обоих половин одуванчика. Для того, чтобы изменить норму реакции, должен измениться генотип. Аналогичные модификации одуванчиков есть и на равнине. Если одуванчик растет в траве и затенен, его листья крупные, слабо вырезанные и тянутся вверх. Если одуванчик растет на открытом месте, его листья мелкие, прижатые к земле и сильно вырезанные. На самом деле описанные изменения адаптивны не только к освещенности, но и к целому комплексу факторов среды. Чем меньше площадь листьев — тем меньше транспирация, а на открытом месте обеспеченность влагой обычно меньше, чем в затененном. Мелкие, прижатые к земле листья меньше страдают от механических повреждений, например, от ног пешеходов и т. п.



часть рассеченного одуванчика, выращенная в долине



часть рассеченного одуванчика, выращенная в горах

**Рис. 20.** Две части рассеченного вдоль одуванчика Toraxacum densleonis (из Филипченко, 1923; по Бауэру)

Норма реакции — характеристика индивидуальная. В идеале для изучения нормы реакции необходимо последовательно помещать один и тот же организм в разные условия среды. Практическое определение пределов, в которых данная особь может изменять исследуемый признак

невозможно. Например, исследования признака — устойчивость особи к различным температурам, показало, что при каком-то высоком значении температуры особь гибнет. Таким образом, нам удалось определить верхнюю границу нормы реакции организма по данному признаку. Возникает вопрос — как определить нижнюю границу? Именно поэтому исследования пределов фенотипической изменчивости различных признаков особи принято изучать не на одном индивидууме, а на выборке особей из популяции, основываясь на предположении об их генетической близости.

Стабильность признаков, обладающих узкой нормой реакции, может быть обеспечена тремя факторами:

1) Жесткой генетической детерминацией. Тогда вся, или, по крайней мере, большая часть изменчивости признака имеет генетическую природу. Отбор по таким признакам наиболее эффективен, но и плата за эволюцию, то есть гибель менее приспособленных особей, тоже высока.

2) Стабильность признака может быть обеспечена его жесткой онтогенетической детерминацией. Таковы многие морфологические признаки, например число шейных позвонков млекопитающих (их всегда семь), или план строения позвоночных (также как и беспозвоночных) животных, или тип дробления зиготы (спиральный, радиальный) и т. п. Изменчивость таких признаков практически не зависит от генотипа. Она эпигеномна, и их эволюция лишь опосредованно и косвенно определяется естественным отбором (см. 2.3).

3) Третья причина стабильности признаков фенотипа — гомеостаз внутренней среды организма и гомеорез (термин Уоддингтона), то есть устойчивость онтогенетических взаимодействий в развивающемся организме.

Реакции, возникающие в ответ на факторы среды, к которым организмы приспособились в течение предшествовавшей эволюции, адаптивны. Можно построить непрерывный ряд подобных изменений по скорости реагирования организмов на внешние воздействия. На одном конце этого ряда находятся длительные модификации, охватывающие несколько поколений, на другом конце — быстрые биохимические (молекулярные) и столь же быстрые поведенческие реакции, например реакция хищника на жертву, или жертвы при избежании этого нападения.

Промежуточное положение в этом ряду занимают морфофизиологические реакции организмов, называемые модификациями, возникающие в ходе онтогенеза.

В первой половине XX в. подобные реакции служили предметом многочисленных исследований. Это было обусловлено полемикой между сторонниками и противниками ламаркизма — представления о том, что эволюция происходит на основе наследования благоприобретенных признаков (см. введение), что привело к накоплению данных о формировании адаптивных модификаций. С развитием генетики интерес к подобным исследованиям угас.

Наиболее четко модификации проявляются в ответ на изменения абиотических факторов, например, на изменение освещенности. Так называемые, световые модификации свойственны и растениям и животным. В качестве примера световой модификации у животных можно привести известный опыт П. Камерера (1904—1926) с пятнистыми саламандрами. Окраска этих животных представляет собой сочетание ярких, апельсинового цвета пятен, не имеющих фиксированных формы и положения и угольно-черного фона. Если саламандр выращивать на ярком свету, площадь оранжевых пятен увеличивается, а если в темноте — уменьшается. Аналогичный результат получается независимо от освещенности, при выращивании саламандр на светлом (кварцевый песок) или темном (уголь, черная бумага) субстрате. Окраска саламандр имеет покровительственное значение. Эти яйцеживородящие амфибии обитают в горных ручьях, где игра солнечных бликов на дне создает чередование ярких солнечных пятен и глубоких теней. Приведенный выше опыт Г. Бауэра с одуванчиком также является примером световой модификации.

Классическим примером температурных модификаций служат весенняя и летняя формы бабочки *Vanessa levana prorsa*. До начала XX в., до работ А. Вейсмана, более светлая весенняя форма levana и более яркая prorsa считались разными видами. Однако оказалось, что это модификация, обусловленная разницей температуры, в которой происходило развитие. Осенняя генерация — levana, развивается из диапаузировавших яиц при температуре от 0° до +10°С, а летняя — prorsa при температуре +15... +30°С без диапаузы.

Температурные модификации известны и у прокариот. У патогенной бактерии *Yersinia pseudotuberculosis* существуют две ферментные системы. Одна из них функционирует в диапазоне температур +4... +9°С, вторая при температуре близкой к +37°С. Благодаря двум ферментным системам бактерии могут размножаться как в организме животных, вызывая заболевание псевдотуберкулез, так и во внешней среде на разном органическом субстрате, например, в норах грызунов, или в холодильниках, на хранящихся в них пищевых продуктах. Поэтому тривиальное название патологии, вызываемой бактерией псевдотуберкулеза — болезнь холодильников (Сомов, 1988).

Также известны модификации, возникающие в ответ на изменения биотических факторов. Примером могут служить две формы *Osmerus eperlanus* (корюшковые). Мелкая форма — снеток, длиной до 10 см, и крупная форма — корюшка, длиной около 20 см. Корюшка — проходная рыба севера европейской части России, а снеток — рыба, населяющая северные олиготрофные озера. Молодь обеих модификаций питается зоопланктоном. Если в озере достаточно бентоса, подросшие рыбки начинают им питаться и растут, превращаясь в корюшку. Если энергозатраты на добычу бентоса не окупаются, продолжается питание планктоном, рост прекращается, происходит половое созревание и формируется мелкий снеток.

Модификации, сохраняющиеся в течение нескольких поколений, так называемые «длительные модификации», у многоклеточных достаточно редки. Одним из немногих примеров служит модификация брюшка у жаброногого рачка *Artemia salina* (рис. 21). При высокой солености (и плотности) воды брюшко артемий включает 8 сегментов и лишено щетинок. С понижением солености восьмой сегмент увеличивается и на нем появляются щетинки, служащие «парашютом», препятствующим погружению животного. В пресной воде щетинки развиты максимально, а брюшко содержит 9 сегментов. При пересадке рачков в воду, отличающуюся по солености от той, в которой сформировалась соответствующая ей морфология брюшка, новая морфология формируется не за одно, а за три-четыре поколения. Это вполне естественно. В природе соленость водоемов меняется медленно, медленнее чем смена поколений артемии.

Скорости адаптивных реакций существенно различаются на разных уровнях организации целостного организма. Молекулярные процессы в клетке длятся секунды и доли секунды. Превращения субстратов в биохимических реакциях идут со скоростью порядка 10 тыс. молекул в секунду. При нарушении (дисбалансе) клеточного метаболизма клетка возвращается к стационарному состоянию примерно за 15 секунд. Физиологическая адаптация у растений на тканевом и органном уровнях идет существенно

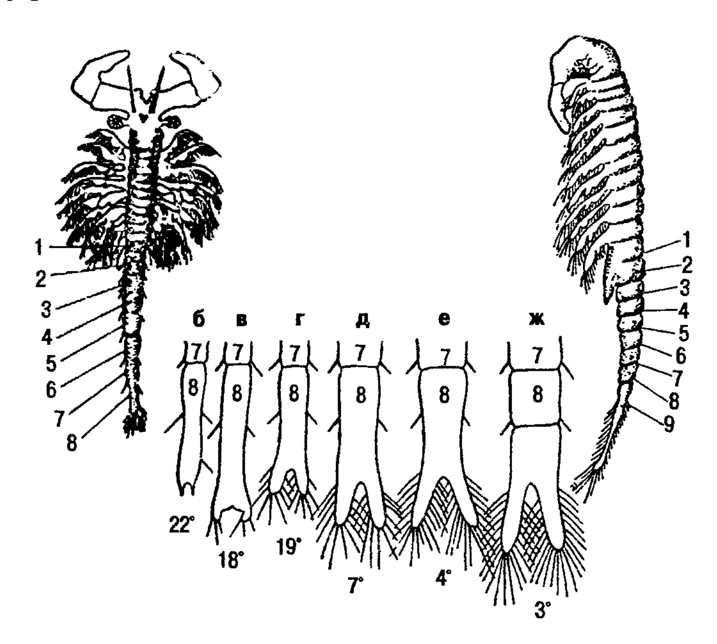



**Рис. 21.** Изменения строения Artemia salina в зависимости от солености воды от 22 до 3 % (по Дорфману, 1940)

медленнее. По данным физиологов растений (Коваль, Шаманин, 1999) скорость передачи метаболитов по сосудам высших растений составляет примерно 1,5 м/сек, а транспорт ауксинов 1—3 см/час. В результате, физиологическая адаптация растения как целого, без учета ростовых процессов, занимает порядка 10 дней. Для сравнения: амурский тигр бросается на кабана с расстояния в среднем около 20 м, а на изюбря — с 25 м. Бросок на добычу занимает доли секунды, его скорость, таким образом, сравнима со скоростью молекулярных процессов внутри клетки. Из сравнения видно, что дало животным возникновение нервной системы.

Вышеизложенные примеры адаптивных реакций фенотипа на внешние условия представляют собой изменения, происходящие синхронно или с некоторым запаздыванием относительно фактора, вызывающего данную реакцию. Подобные изменения пластичных признаков фенотипа адаптивны, когда вызывающие их факторы меняются не быстрее, чем соответствующие реакции организма. Если внешние условия нестабильны и сила воздействия меняется во времени — под действием отбора вырабатываются пороговые или сигнальные реакции.

Пороговые реакции адаптивны тем, что до тех пор, пока сила внешнего воздействия не достигает порогового значения, организм у нему резистентен, он как бы «не чувствует» этого воздействия. По достижении порога адаптивная реакция развивается полностью, т. е. в таком объеме, как на максимальную силу воздействия. Классическим примером пороговой реакции является синаптическая передача нервного импульса от одного нейрона к другому или от нейрона к мышечному волокну, подчиняющаяся принципу «все или ничего».

В ответ на периодически повторяющиеся изменения среды, например, погоды по сезонам года, могут возникать сигнальные реакции. Сигналом обычно служат наиболее стабильные внешние воздействия, такие как изменения фотопериода — астрономического фактора, не подверженного флуктуациям по интенсивности и времени, но маркирующего сезонные изменения во всех зонах Земли кроме экваториальной. Поэтому изменения фотопериода, вызывая те или иные адаптивные реакции, позволяют упредить неблагоприятные изменения среды. Классическим примером влияния фотопериода на растения служит реакция культурных озимых злаков. Высеянные осенью семена прорастают и дают короткие побеги с листьями. В таком виде они зимуют под снегом. Вегетация продолжается следующими весной и летом. Сигналом остановки роста осенью служит сокращение светового дня. Фотопериодическая регуляция роста предохраняет озимые от ошибочных реакций на временные потепления или просто теплую осень, защищая тем самым растения от растраты энергетических запасов и (или) обмерзания слишком высоких вегетативных органов (подробнее см. Коваль, Шаманин, 1999).

Аналогично фотопериодом регулируется миграционное состояние птиц нетропических зон Земного шара (подробнее см. Дольник, 1975). Изменения

соотношения продолжительности светлого и темного времени суток запускают сложный каскад физиологических и поведенческих реакций, включая запасание жира, необходимого для миграции, гормональную активность и, через нее, созревание половых продуктов, меняют церкадные ритмы и, наконец, стимулируют саму миграцию.

В экстремальных условиях формируются крайние варианты изменчивости пластичных признаков фенотипа, как правило поведенческих и физиологических реакций организма, соответствующие краевым значениям нормы реакции. В этом случае проявляется скрытый резерв адаптивного реагирования. Примером может служить соотношение поведенческой и физиологической реакций на изменение температуры у пустынной ящерицы *Eremias grammatica* (табл. 5). Как видно из таблицы, составленной по данным наблюдений в Кызыл-Кумах, между поведенческой терморегуляцией и физиологическим пределом адаптации при перегреве пойкилотермного организма остается «в запасе» около 4 °С. Эти четыре градуса и составляют скрытый резерв адаптивного реагирования.

При дальнейших изменениях условий среды возникают неадаптивные реакции — морфозы, если реакция организма выражается онтогенетическими изменениями, или патологиями, если реакция организма выражается физиолого-биохимическими изменениями. Примером может служить окраска крыльев у бабочки крапивницы *Vanessa urticae* (Fischer, 1903, цит. по Светлову, 1978). Оптимумом развития окраски и рисунка крыльев является диапазон температуры от 15 до 25 °С. В этом диапазоне развивается форма tipica, характерная для средней полосы Европы. При более высокой температуре 35°...37° возникает форма ichnusa, часто встречающаяся в природе

*Таблица 5*

**Влияние температуры на физиологическое состояние и активность Eremias grammatica в Кызыл-Куме (по Черлин, 1986) и скрытый резерв адаптивного реагирования.**

| | |
|---|---|
| Пределы начала активности при утреннем прогреве | 32,0° ... 35,0° |
| Пределы физиологического оптимума активности | 34,0° ... 42,5° |
| Пределы поведенческого реализуемого оптимума активности | 38,6° ... 39,5° |
| Пределы физиологического перегрева, заканчивающегося смертью | 44,0° ... 4 5,8° |
| Скрытый резерв адаптивного реагирования | 38,6° – 34,0° = 4,6°<br>42,5° – 39,5° = 3,0°<br>45,8° – 39,5° = 6,3° |

на островах Средиземного моря. При воздействии на куколок как низкими температурами (0°...10°), так и высокими (38°...41°), возникает вариант polaris — частичная потеря пигментации. При еще более резком температурном воздействии: −20°...0° или 42°...46° возникает вариант ichnusoides — еще сильнее депигментированные крылья. Варианты polaris и ichnusoides представляют собой морфозы. Об этом говорит нарушение пигментации, имеющей как покровительственное (нижняя сторона крыльев), так и сигнальное (верхняя сторона крыльев) значение. Интересно, что оба аберрантных варианта возникают в ответ и на тепловые и на холодовые воздействия. Это означает, что любое выходящее за пределы адаптивных возможностей организма воздействие среды нарушает нормальное развитие, а реакция на это воздействие ограничена креодом данного признака.

Морфозы часто имитируют фенотипическое проявление мутаций. Примером может служить реакция человеческих эмбрионов на медицинский препарат талидомид. В 60-х годах XX в. одна из западногерманских фармацевтических фирм выпустила в продажу этот препарат, действовавший на взрослых людей как легкое снотворное. Благодаря рекламе, он широко применялся в Европе, пока не оказалось, что у детей тех матерей, которые во время беременности принимали талидомид, рождаются дети с дефектными руками. В зависимости от дозы и от стадии развития эмбриона, на которой принимался препарат, у новорожденных детей наблюдались нехватка пальцев, недоразвитие и даже полное отсутствие рук (рис. 22).



мутация



фенокопия

**Рис. 22.** Морфоз (фенокопия мутации фокомелиии) у ребенка, мать которого принимала талидомид во время беременности (из Маркерта, Уршпрунга, 1973)

Интересно, что это нарушение имитировало фенотипическое проявление мутация фокомелия. Однако, это была не мутация, а нарушение онтогенеза, не передающееся по наследству.

У дрозофилы воздействием эфира или быстрым прогреванием до 40° яиц во время дробления можно получить фенотип, имитирующий мутацию tetraptera — четырехкрылости (рис. 23). Реакция на эти воздействия среды: и талидомид для людей, и эфирный наркоз или тепловой шок для дрозофилы не адаптивные реакции организма.

Тот факт, что морфоз может копировать фенотипическое проявление мутации свидетельствует о том, что и внешние (средовые) и внутриорганизменные (генетические) повреждающие факторы нарушают одни и те же формообразовательные процессы. Шмальгаузен (1968) подчеркивал, что мутации всегда проявляются в фенотипе в виде морфозов. Другими словами: **морфоз, вызванный каким-либо средовым воздействием, представляет собой фенокопию мутации, а мутация — генокопию морфоза.**

В заключение краткого обзора фенотипической изменчивости необходимо подчеркнуть, что в терминах генетики обычно рассматриваются две вышеизложенные ее компоненты: генетическая и паратипическая (средовая). При таком подходе вне поля зрения остаются и сам структурный признак организма и еще один источник его изменчивости.

Генетическая информация, закодированная последовательностями нуклеотидов, создает основу, но только основу процессов онтогенеза. Как сказано

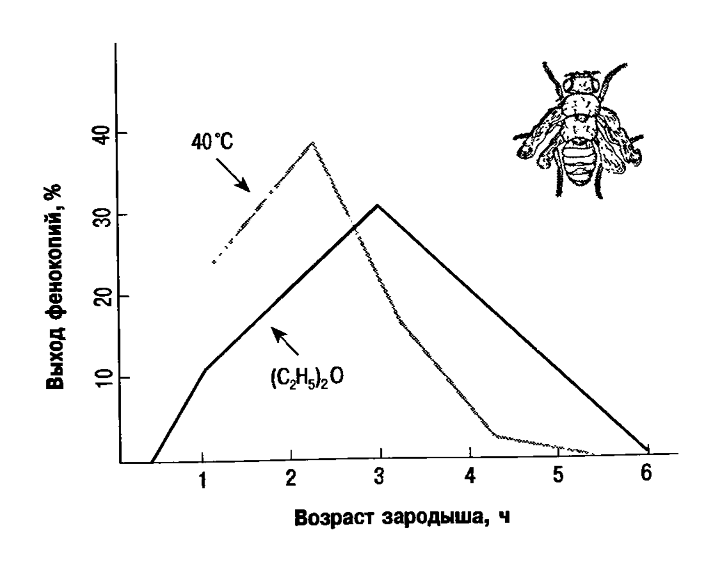



**Рис. 23.** Фенокопия мутация tetraptera у дрозофилы, вызванная обработкой эфиром или высокой температурой (40°С) на стадии дробления (по Хадорну, 1955)

выше, еще одной основой этих процессов является материнский эффект. Сами процессы онтогенеза эпигеномны. Экологические основы эволюции будут рассмотрены в следующей главе. Здесь следует отметить, что вся организация многоклеточного организма формируется на основе не генетических, а онтогенетических процессов. Еще в 1938 г. Шмальгаузен показал, что **преемственность организации в чреде поколений представляет собой следствие не генетической наследственности, а прочности морфогенетических взаимодействий в процессе онтогенеза.** Попросту говоря, у человека нет генов носа или глаз, но есть множество генов, влияющих на форму носа, нормальное строение глаз, расположение светочувствительных элементов сетчатки и т. д. и т. п.

Из сказанного следует, во-первых, что наследственные особенности организации, часто трактуемые как генетически обусловленные, на самом деле обусловлены эпигенетически (онтогенетически); во-вторых, что эпигеномная изменчивость процессов онтогенеза вносит свой вклад — третью компоненту — в изменчивость и самих процессов онтогенеза и взрослого организма.

Отбор идет по фенотипам, поэтому приспособленность каждой особи любой популяции любого вида определяется соотношением признаков фенотипа со средой, в которой пребывает организм на данной стадии своего жизненного цикла. Фенотипическая изменчивость всегда имеет три компоненты: генетическую, создаваемую мутациями и комбинированием аллелей; паратипическую (по Дарвину — определенную изменчивость), обусловленную влиянием внешних условий; и онтогенетическую (эпигенетическую), обусловленную эпигенетическими взаимодействиями в процессе морфогенеза, гистогенеза и цитогенеза. Взаимодействие этих трех причин обуславливает индивидуальные различия особей популяции — неопределенную изменчивость по Ч. Дарвину.

В большинстве случаев изменчивость фенотипов имеет смешанный характер, включающий минимум две компоненты, генетическую и паратипическую. Это наглядно видно на примерах взаимодействия врожденного поведения (генетически обусловленного, с точки зрения классической генетики) и обучения. У серебристой чайки (*Larus agrentatus*) на нижней стороне подклювья находится красное пятно. Это пятно служит птенцам раздражителем для реакции выпрашивания пищи. Птенцы клюют его, а родители в ответ отрыгивают пищу. Клевание пятна — врожденная реакция. В эксперименте (Tinbergen, Pedereck, 1950; Hailman, 1967) было показано, что птенцы клюют пятно даже если оно расположено на лбу муляжа головы чайки, а не на подклювье. В то же время наблюдениями в природе установлено, что птенцы учатся клевать именно пятно, а не другие части тела родителей. В более строгих экспериментах выявляется зависимость фенотипической изменчивости не от двух, а от трех источников.

На рис. 24 представлены результаты решения поведенческой задачи линейными мышами и мышами, полученными от межлинейных скрещиваний, выращенных в стандартной и в обогащенной среде. Влияние генетической компоненты выявляется по успешности решения задачи линейными и гетерозиготными особями. Влияние паратипической — по увеличению успешности решения после воспитания в обогащенной среде. Третья компонента — собственно онтогенетическая изменчивость — проявляется усилением индивидуальных различий у мышей, выращенных в обогащенной среде.

Поскольку индивидуальные особенности фенотипа любой особи представляют собой смесь (точнее сплав) всех трех компонент изменчивости, их соотношение влияет на эффективность и скорость преобразования генофонда популяции под действием отбора, но не на саму возможность ответа на отбор. Чем больше генетическая компонента изменчивости, тем быстрее меняются частоты аллелей, но тем выше и элиминация неадаптивных генотипов — плата за эволюцию. Чем больше паратипическая компонента изменчивости, тем быстрее адаптация к изменениям окружающей среды и тем меньше плата за эволюцию, если степень изменения среды не выходит за пределы типичной для данной популяции нормы реакции составляющих ее организмов. Чем больше онтогенетическая изменчивость, тем вероятнее, что в креодах онтогенеза будут накапливаться генетические изменения, которые создадут материал для совершенствования дофункциональных стадий онтогенеза.

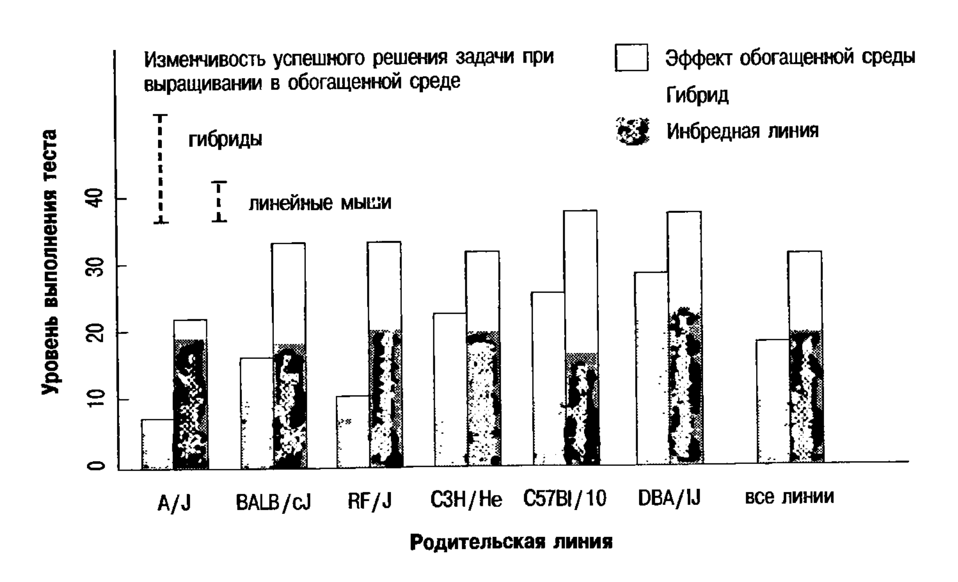



**Рис. 24.** Изменчивость у гибридов в стандартных условиях, в обогащенной среде. Средние показатели правильного решения задачи у мышей 6 инбредных линий и гибридов F1, выращенных в стандартных условиях и в обогащенной среде (из Эрмана и Парсонса, 1984).

Глава 3

# ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИИ

Из модели эволюции, как авторегуляторного процесса, следует, что единицей эволюции является популяция, а по каналу обратной связи передается информация о соответствии ее состава условиям окружающей среды. Канал обратной связи представляет собой экологические взаимодействия популяции с биогеоценозом, частью которого она является. Взаимодействие организмов с окружающей средой Ч. Дарвин назвал борьбой за существование. Д. Н. Кашкаров (1933) — один из основателей отечественной экологии — подчеркнул, что эта наука изучает круг явлений, обозначаемых дарвиновским термином «борьба за существование».

В борьбе за существование участвуют особи, фенотипы. В процессе их взаимодействия с окружающей средой «оценивается» их приспособленность. Менее приспособленные гибнут или лишь устраняются от размножения, либо производят меньше полноценных потомков. Более приспособленные, соответственно, выживают, участвуют в размножении и оставляют больше полноценных потомков. Борьба за существование служит причиной естественного отбора.

Однако, во многих руководствах и учебных пособиях по эволюции борьба за существование не рассматривается. По-видимому, это обусловлено тем, что основное внимание эволюционистов сконцентрировано на преобразованиях генофонда под действием отбора. Экологические взаимодействия при этом остаются вне рассмотрения. В отечественных руководствах, напротив, экологические основы эволюции часто излагаются в терминах борьбы за существование, несмотря на то, что экология накопила огромное количество фактов и обобщений, которые выходят далеко за пределы «форм борьбы за существование», как их рассматривал Шмальгаузен (1969). Отчасти такой подход — дань отечественной традиции. Отчасти же — отголосок дискуссий между дарвинистами и ламаркистами, включая последователей акад. Т. Д. Лысенко, отрицавших внутривидовую борьбу за существование.

Экологические основы эволюции включают два основных вопроса: 1) характеристику популяции, как элементарной эволюционирующей единицы; 2) характеристику взаимодействий популяции как целого с ее экологическим окружением и характеристику взаимодействий особей, составляющих популяцию, как между собой, так и с внешними по отношению к популяции факторами среды.

Эволюционной экологии, как на популяционном, так и на экосистемном уровнях посвящено множество публикаций. Потому, в данном разделе,

как и в предыдущих, сделана попытка сконцентрироваться лишь на тех аспектах этой науки, которые важны для понимания эволюции.

## 3.1. Популяция, как элементарная единица эволюции

В популяционной генетике **популяцией называют группу гетерозиготных организмов, скрещивания которых между собой происходят чаще, чем скрещивания с особями аналогичных групп организмов того же вида.** Это означает, что популяции до некоторой степени репродуктивно изолированы друг от друга, а их генофонды уникальны. Изоляция обеспечивает своеобразие генофонда каждой популяции. В то же время, популяция — открытая генетическая система, способная, хотя бы потенциально (а чаще реально), благодаря миграции особей (включая разнос семян или спор и т. д.), обмениваться генами с другими популяциями того же вида.

Такое определение популяции применимо только к двуполым организмам, размножающимся при обязательном участии двух родителей — к бипарентальным организмам. К организмам, облигатно размножающимся бесполым путем, самооплодотворением или партеногенетически оно неприменимо. Среди сторонников биологической концепции вида существовало представление о том, что к подобным организмам неприменимо ни понятие популяции, ни понятие вида, так как их население представляет собой не генетическую общность, а сумму генетически независимых клонов или чистых линий. Однако, используя методы популяционной экологии, у подобных организмов можно выделить популяции (см. ниже). Кроме того, еще в 1948 г. Е. Синская показала, что у таких агамных видов гетерозиготность может быть не ниже, чем у бипарентальных. Дело в том, что мутационный процесс не зависит от способа размножения, идет непрерывно и мутации накапливаются в генотипах.

С генетико-эволюционных позиций популяция, как элементарная, наименьшая единица эволюции, должна обладать следующими свойствами:

1. Генофондом, отличающимся от генофондов других популяций того же вида. Это означает, что она должна быть репродуктивно изолирована. Райт (1931) выдвинул представление о том, что оптимальной для эволюции является ситуация неполной изоляции, при которой сохраняется своеобразие генофонда частично изолированной группировки, и он постоянно обогащается генами, привносимыми иммигрантами из других популяций. Жесткая изоляция ограничивает материал для отбора, но способствует дивергенции, так как направление и темпы эволюции задаются уже не только направлением естественного отбора, но и наличным спектром генетической изменчивости, соответствующей этому направлению.

2. Численность популяции должна быть достаточной для обеспечения ее устойчивого существования в чреде поколений. Если воспроизводство (число потомков) недостаточно для поддержания численности, она вымрет.

Исходя из этих требований, в популяционной генетике и теории эволюции сформировалось обобщенное представление об элементарной единице эволюции: **«под популяцией понимается совокупность особей определенного вида, в течение достаточно длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенное пространство, внутри которого практически осуществляется та или иная степень панмиксии и нет заметных изоляционных барьеров, которая отделена от соседних таких же совокупностей особей данного вида той или иной степенью давления тех или иных форм изоляции»** (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Это и другие похожие определения популяции очень абстрактны, так как разнообразие реально существующих популяций превышает разнообразие видов, компонентами которых они являются.

На основе подобных представлений сформировалась простейшая модель популяционной структуры вида: видовое население состоит из викариирующих (замещающих друг друга на территории) более или менее изолированных и более или менее равноценных друг другу популяций. Такие популяции часто называют локальными — местными популяциями. В ряде случаев, при достаточно разреженном населении, подобная структура может быть выявлена в природе. На карте точками изображены находки сибирской лягушки *Rana amurensis* на территории Якутии (рис. 25). Видно, что популяции отдельных бассейнов рек, разделенных хребтами, изолированы друг от друга, тогда как внутри каждого бассейна возможен, по-видимому, какой-то обмен мигрантами.

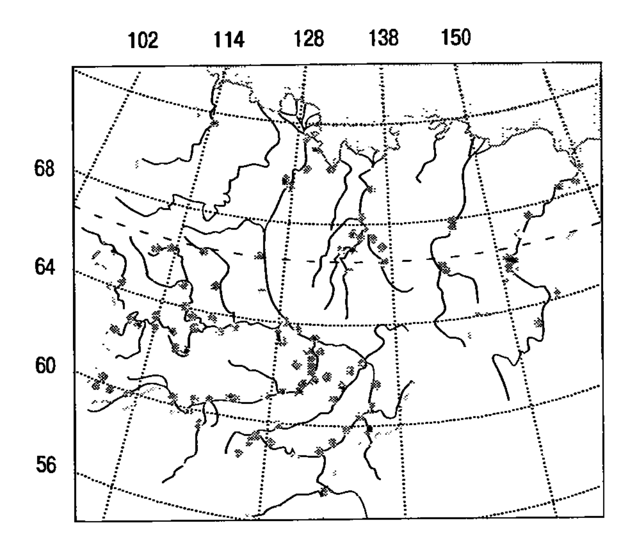



**Рис. 25.** Распределение популяций сибирской лягушки Rana amurensis в Якутии (по Боркину и др., 1984)

В большинстве случаев популяционная структура вида и структура самих популяций много сложнее (см. ниже), а выявление границ популяций в природе представляет собой специальную, обычно очень трудную задачу. В большинстве популяционно-генетических исследований популяций диких видов и во многих популяционно-экологических и этологических исследованиях эта задача не ставится. Исследователь работает с некой локальной общностью особей данного вида, подразумевая, что эта общность каким-то образом обособлена от других популяций.

***Структура популяций***

Наиболее очевидной единицей жизни в природе является особь. С эволюционных позиций особь — единица отбора, то есть то, что либо гибнет, либо передает свой геном следующему поколению. Особь тоже далеко не всегда легко выделяемая единица. У модульных организмов, таких как дерновинные злаки, колонии гидроидных полипов или мшанок, где отдельные побеги, зооиды, полипоиды, могут рассматриваться и как отдельные организмы, и как единицы — модули целостной системы. Столь же трудно говорить об особях как единицах отбора у относительно высокоинтегрированных колоний, таких как стробилы цестод или сифонофоры. В подобных случаях не работают ни морфологический, ни генетический критерии выделения особи. Все члены модульного организма или высокоинтегрированной колонии морфологически связаны между собой. Генетически они тоже идентичны, так как возникают бесполым путем и, следовательно, могут различаться только соматическими мутациями. Однако, эти типы организации все же немногочисленны и, пренебрегая ими, можно говорить. что особь — наиболее очевидная единица жизни.

В природе особи агрегируются в более или менее плотные группировки, разные по численности, занимаемому пространству и плотности населения. Структура видового населения наиболее детально изучена у высших позвоночных: млекопитающих, птиц, в меньшей степени у рептилий. Амфибии исследованы слабо. Имеются данные по рыбам. По беспозвоночным данных немного и касаются они, главным образом, насекомых. Геоботаники традиционно обращают больше внимания на фитоценозы и меньше на популяционную структуру видов. В результате, данных о структуре популяций бипарентальных видов больше, что совпадает с подходами, принятыми в популяционной генетике, в которой традиционно рассматриваются, в основном, такие модели.

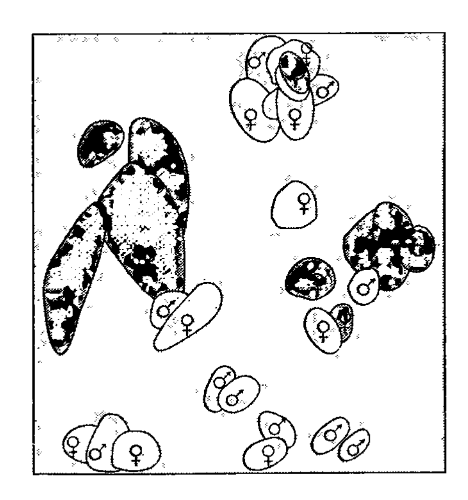
Более или менее подробные описанием популяционных структур у животных, в меньшей степени у растений, даны в учебниках экологии (см., например, Пианка, 1981; Бигон и др., 1989; Шилов, 1997). Подробный обзор межорганизменных отношений сделан Е. Н. Пановым (2001). Здесь приведена лишь обобщенная схема, поясняющая иерархичность популяционных структур и их разнообразие.

*Структура популяций животных*

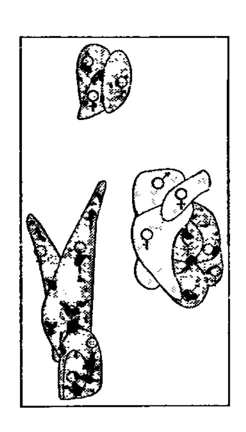
У многих видов млекопитающих и птиц, реже у рептилий (ящерицы, крокодилы), у многих рыб коралловых рифов, родители и потомство, до достижения им самостоятельности в добывании пищи, занимают индивидуальные участки, то есть территорию, необходимую для прокормления такой семьи и снабженную убежищами (рис. 26). Часто о потомстве заботится только один из родителей, занимающий индивидуальный участок. Обычно это самка, но иногда, например, у трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*, или у африканского страуса *Struthio camelus* — самец.

Потомство, по достижении самостоятельности, обычно мигрирует, вступая во взаимодействие с другими особями данной популяции. Таковы разлет птенцов у большинства воробьеобразных, куриных, миграция молодых животных у многих беличьих, полевок и т. д. Однако, часто семейные группы сохраняются в целости на более длительный срок. У волков, *Canis lupus*, семья обычно состоит из пары родителей, потомства данного сезона и потомства предыдущего года — переярков. Иногда, зимой, к такой семейной стае присоединяются другие взрослые волки, возможно, тоже родственники (рис. 27). Аналогичная структура поселений свойственна бобрам (*Caston fiber*). У многих птиц отмечено участие не только родителей в охране участка и выкармливании птенцов.

Более крупные объединения, состоящие из нескольких родственных или (и) тесно связанных поведением особей, представлены, например, прайдом у львов *Pantera leo*, кланами у пятнистых гиен *Crocuta crocuta*, колониями сурков *Mormota*, песчанок *Meriones*, сусликов



**Естественное поселение**



**Кошарное поселение**

пришельцы

аборигены

**Рис. 26.** Индивидуальные участки полуденных песчанок Meriones meridianus в Калмыкии (из Попова и др., 1989)

Следы волков

Постоянные переходы

Район деятельности семьи

7+3 Число волков в стае и одиночек

Логовища (1952–1959 гг.)

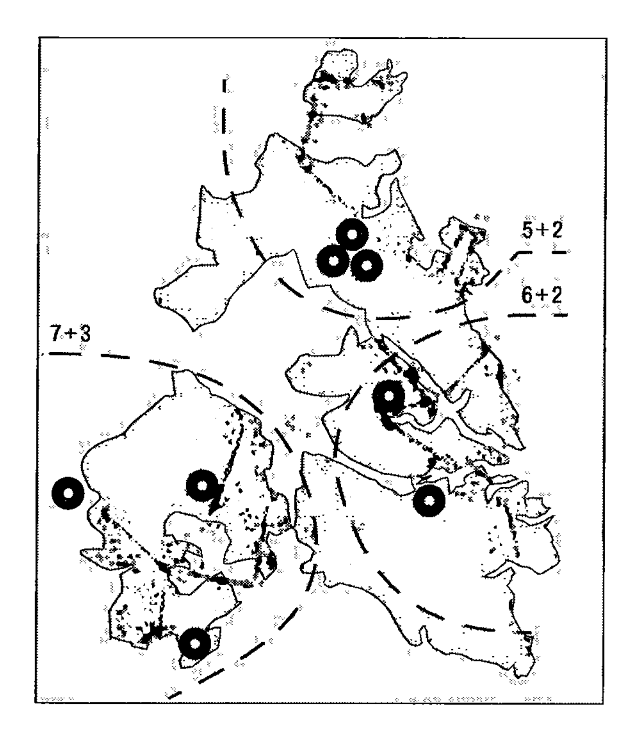



**Рис. 27.** Размещение волков на территории Дарвинского заповедника зимой 1952/53 гг. (из Калецкой, 1973)

*Citellus*. В подобных объединениях может существовать строгая самцовая (у львов) или самочья (у гиен) поведенческая иерархия, или довольно расплывчатые по своему характеру поведенческие связи.

Подобные семейные или близкородственные объединения часто выделяют на местности, называя их парцеллами, мерусами, большими семьями и т. п. В подобных объединениях генетическое родство особей, по-видимому, может способствовать фиксации тех или иных наследственных особенностей, отличающих данную группу от других. Однако, миграция молодых особей, смена доминантов, относительная малочисленность подобных групп, делающая их неустойчивыми в чреде поколений, не позволяет предполагать их соответствие требованиям к элементарной единице эволюции.

Два фактора объединяют семейные группы в более крупные образования: дисперсия условий среды повышает плотность населения в тех местах, где лучше пищевые и защитные ее характеристики, а поведенческие связи способствуют более эффективному поиску пищи, защите от хищников и встрече полов.

Для полигамных птиц, таких как глухари, *Tetrao urogallus*, тетерева *Lirurus tetrix*, такому объединению служат тока — места спаривания и выяснения

иерархических отношений самцов. По данным американских авторов, доминирующие самцы шалфейного тетерева *Centrocercus urophasitanus* оплодотворяют до 77 % самок, собирающихся вокруг тока. Если не нарушаются биотопы, тока тетеревов и глухарей могут сохраняться на одном и том же месте десятилетиями. Столь же долговечными бывают поселения колониальных птиц, которые могут насчитывать от десятков (например, у дроздов рябинников *Turdus pilaris*) до десятков и сотен тысяч (у тонкоклювой кайры *Uria aalge*) особей на птичьих базарах. Столетиями сохраняются колонии грачей в старинных парках в Англии. Проходные лососи постоянно возвращаются для нереста в родную речку. Длительность существования поселений сурков (*Marmota sibirica*) по данным радиоуглеродного определения возраста нор составляет до 8—9 тысяч лет (Динесман, 1968). Подобные группировки, более или менее устойчивые в чреде поколений, могут играть заметную роль в микроэволюционном процессе. Однако, их обычно рассматривают в качестве микропопуляций, субпопуляций, демов, то есть частей популяций более высокого ранга. Это мнение основано, прежде всего, на слабости их изоляции от других подобных объединений, в меньшей степени, на изменениях их долговечности в пределах ареала вида. В стабильных поселениях сурков, сусликов, полевок, в стадах антилоп, северных оленей, в колониях птиц, также как и у территориальных животных, изменения локальной плотности населения обуславливают эмиграцию молодых особей и низкоранговых взрослых членов групп. Эти особи либо становятся членами других групп, либо занимают менее благоприятные биотопы, либо гибнут. У перелетных птиц, да и у других животных, совершающих сезонные миграции, группировки, более или менее тесно связанных организмов, обмениваются особями.

Более крупным объединением, включающим в себя несколько микропопуляций, считается локальная (местная) популяция. Правда, часто понятия микропопуляции и локальной популяции совпадают. Примерами такого совпадения могут служить крупный птичий базар, нерестовая популяция горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, размножающаяся в более или менее крупной реке, даже немногочисленное поселение оседлых животных на краю ареала, пространственно изолированное от других таких же поселений. Однако, чаще локальная популяция объединяет несколько микропопуляций. Это придает ей устойчивость во времени. Границы локальных популяций на местности определить обычно достаточно трудно. Существует три подхода к их выяснению. Во-первых, можно ориентироваться на изменения плотности населения. Там, где плотность ниже, можно условно наметить границу. Такой подход применим к оседлым видам с высокой избирательностью местообитаний. Ярким примером может служить горная полевка *Alticola macrotis*, населяющая альпийский пояс Алтая, Саян, Баргузинского и Яблонового хребтов (рис. 28).

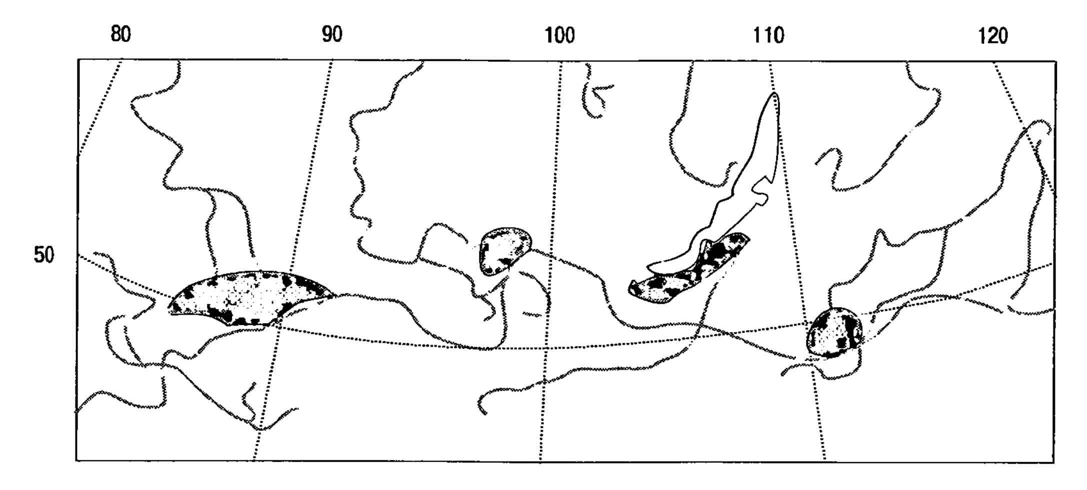
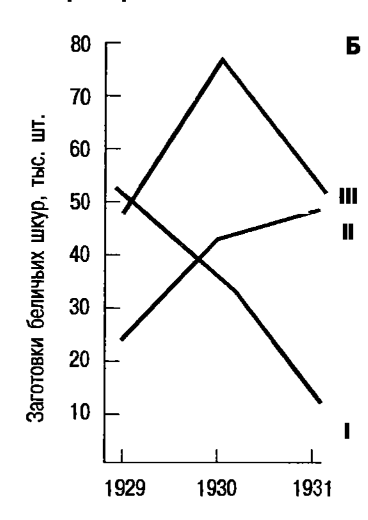



**Рис. 28.** Разорванный ареал забайкальской горной полевки Alticola macrotis (из определителя Млекопитающих СССР, 1970)

**Размещение популяций белки в долине реки Енисей**

А
Енисей
Курейка
Турухан
-8
Нижняя Тунгуска
Тоз
-6
Подкаменная Тунгуска
Елочуй
-4
-2

**Характер изменения численности белки**




III Популяция редкостойной лиственичной тайги северного типа

II Популяция лиственичной тайги с кедром

I Популяция кедрово-лиственично-еловой тайги с пихтой

Годовые изотермы

**Рис. 29.** Размещение (А) и характер изменения численности (Б) популяции белки в долине р. Енисей (по Н. П. Наумову, 1934)

Для мигрирующих видов можно наметить территории, предпочитаемые для размножения, например, гнездовые для перелетных птиц, места отела северных оленей, лежбища моржей или котиков и т. п. Для номадных видов, например, для африканских слонов, антилоп и т. п., территории, по которым перемещаются стада, более или менее постоянны. При большей эвритопности вида подобный подход оказывается неэффективным. О границах популяций белого медведя *Ursus maritimus* или лося *Alces alces* по плотности их населения судить трудно.

Второй подход основан на анализе динамики численности. В том случае, если изменения численности не совпадают в разных частях ареала, можно говорить о разных популяциях. Подобных работ мало. Они очень трудоемки. В качестве примера можно привести классическое исследование Н. П. Наумова (1934) популяций белки *Sciurus vulgaris* в бассейне Енисея (рис. 29).

Третий подход основан на выявлении генетического своеобразия популяций. Методами кариологии, секвинирования ДНК или электрофореза белков выявляют общности более или менее генетически сходных организмов. Разрешающая способность этих методов очень велика. Поэтому они позволяют выявить различия между группировками разного ранга, от семейных групп до подвидов и видов. При применении подобных подходов сложности состоят не в выявлении различий, а в их интерпретации. Так, у полевок, лесных и полевых мышей, землероек группировки, выделяемые на основе анализа тонкого строения хромосом, часто не совпадают с группировками, выделяемыми другими методами. В целом же, результаты подобных исследований свидетельствуют о существовании сложной иерархии генетической структуры населения вида.

Н. П. Наумов (1967), рассматривая структуру видового населения, выделил еще две категории популяций: экологические популяции и географические популяции. Характерной чертой экологических популяций, согласно автору, является синхронность жизненных циклов. Примером таких популяций могут служить яровые и озимые расы рыб или хронологически изолированные расы насекомых. Например, у беломорской сельди *Clupea harengas* существует две расы. Более крупная озимая раса «ивановская сельдь» нерестится в июне, а мелкая яровая раса «егорьевская сельдь» нерестится ранней весной подо льдом. У сверчка *Grillus firmus* в США на юге ареала имаго размножаются круглый год и дифференциация отсутствует. Не севере ареала сверчки зимуют либо на стадии яйца, либо на стадии личинки. Сверчки, выведшиеся из зимовавших яиц, приступают к размножению осенью, а перезимовавшие личинками — весной. В результате, существуют две расы хронологически изолированные, но синхронизированные каждая внутри себя. Для позвоночных животных сезонная синхронизация выражается в синхронизации сроков наступления фаз годового цикла: линьки, миграционного

состояния, впадения в спячку, синхронизации половой активности и т. п. Поскольку климатическая и фотопериодическая регуляция подобных процессов распространяется на обширные территории, экологические популяции могут включать в себя крупные объединения локальных популяций.

Надо, однако, учитывать, что синхронизация жизненных циклов может быть обусловлена не только макро- или мезоклиматическими условиями, но и микроклиматом. Например, у зимней пяденицы *Operopthera brumata* в Швеции в долине реки имаго выводятся на месяц раньше, чем на окружающих холмах (Speyer, 1938). Несколько видоизменяя трактовку Н. П. Наумова, можно рассматривать в качестве экологических популяций такие группировки, как экологические расы насекомых и рыб. При такой трактовке экологические популяции приобретают значение не только эколого-генетической, но и таксономической обособленности.

Аналогичное значение имеют и географические популяции, которые в ряде случаев можно приравнять к географическим подвидам, то есть системам локальных популяций, отличающихся от других таких же систем не только тем, что они викариируют (замещают одна другую) в пределах ареала, но и признаками, имеющими таксономическое значение. Однако, и в случае географических различий популяций, масштаб популяционных структур, демонстрирующих подобные различия, может быть и очень небольшим. И. А. Шилов (1997) привел в качестве примера географических популяций различия между рыжими полевками *Clethrionomis glareolus*, отловленными в окрестностях городов Москвы и Серпухова (100 км к югу от Москвы). Подмосковные полевки отличаются более высокими энергетическими затратами на поддержание температуры тела.

Таким образом, у животных существует сложная, подвижная во времени и пространстве структура видового населения, которая может быть представлена в виде иерархии популяционных группировок. Эти группировки, как и вся иерархия, видоспецифичны и обладают более или менее выраженным сходством, соответствующим степени таксономической, и, тем самым, экологической близости сравниваемых видов.

### *Структура популяций растений*

В отличие от животных, высшие растения обладают двумя свойствами, сильно затрудняющими анализ их популяционной структуры. Растения не могут активно перемещаться и выбирать среду обитания. Поэтому у них чрезвычайно развита модификационная изменчивость. Дискретные и не дискретные модификации создают на местности существенные габитуальные различия, что не позволяет надежно пользоваться морфологическими и физиологическими признаками для выделения более или менее обособленных генетических общностей. Второе затруднение создает модульность организации многих растений. По мере онтогенеза организация растений

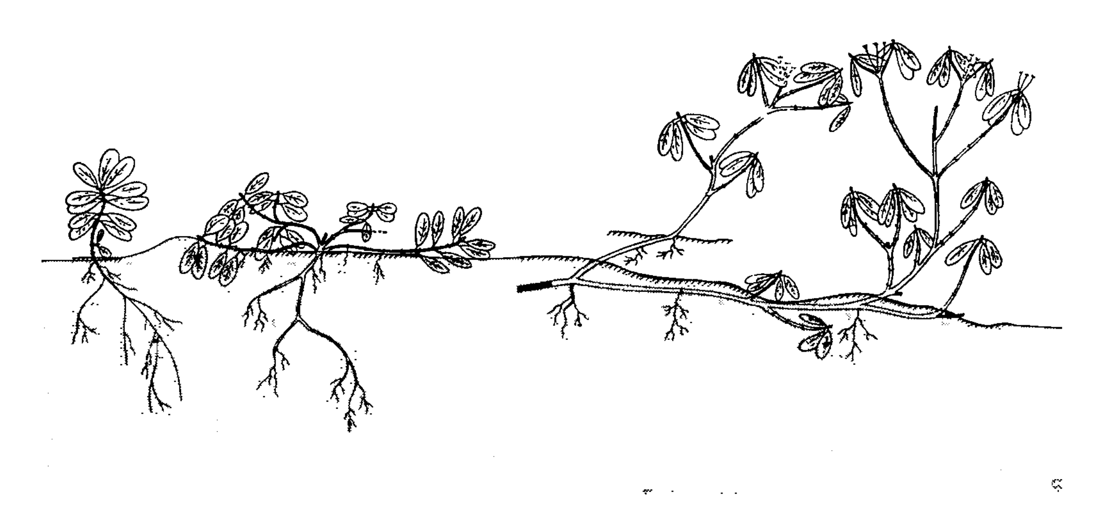


**Рис. 30.** Три этапа развития модульного организма Rododendron aureum (из Хохрякова, 1981)

усложняется (рис. 30), а при отмирании подземных стеблей или корневищ первично единый модульный организм превращается в клон.

Для многолетних растений классический генетический анализ затруднен медленностью смены поколений. Считается, что у облигатно апомиктических растений видовое население представляет собой набор чистых линий, а у облигатно вегетативно размножающихся — клонов. Однако, как сказано выше, в силу мутационного процесса, потомство любой чистой линии или клона превращается в генетически гетерогенную группировку. Такой гетерогенизации, по-видимому, могут способствовать и нарушения апомиксиса. Для многих самоопыляющихся видов, в первую очередь, для культурных злаков, доказано факультативное перекрестное опыление. Способствует этому и существование почковых мутаций. Мутация, возникшая в апикальной клетке конуса нарастания, дает мутантный побег, на котором возникнут не только мутантные семена, но и весь следующий мутантный модуль, если растение модульное.

Наиболее подробную и логически выдержанную систему иерархически соподчиненных популяций семенных растений предложил К. М. Завадский. К сожалению, с современных позиций эта система очень уязвима для критики. Поэтому здесь она приведена с критическими комментариями.

Элементарную группу организмов представляет собой биотип — «группа, имеющая почти тождественный генотип и отличающаяся от всех таких же групп хотя бы одной мутацией» (Завадский, 1968, с. 220). Приведенное определение почти дословно повторяет определение Иогансена, введшего

этот термин в 1908 г. В начале XX в. можно было предполагать редкость генетических различий. Во второй его половине такое определение устарело. Тем не менее, биотипы, как близкие генетические группы организмов, например, потомки самоопыляющегося растения или клона, существуют. Сложнее с перекрестноопыляющимися растениями. Вероятно, в данном случае биотипом можно считать потомство данного растения.

Более многочисленное объединение особей составляет морфобиологическая группа или изореагент (феногруппа). По определению Завадского — это морфологически различимая группа внутри популяции, имеющая сходный ритм развития и одинаково реагирующая на условия среды. Нетрудно заметить, что подобная группа может представлять собой и модификацию и более обособленную генетически группировку, на фенотипы которой модификация накладывает свой отпечаток.

Общеизвестно, что чем хуже условия среды, тем растение мельче и быстрее переходит в генеративную фазу (Серебряков, 1952; Серебрякова, 1972; Хохряков, 1981 и др.). В частности, А. П. Хохряковым (1981) были детально исследованы полные ряды жизненных форм нескольких видов дальневосточных рододендронов в зависимости от высоты над уровнем моря, то есть, эдафических и климатических условий. Подобные жизненные формы в пределах одной популяции или в пределах ареала вида со времен Турессона, то есть с 20-х годов XX в., обычно называют экотипами. Примером может служить чахлая сосна на верховом сфагновом болоте, в отличие от высокоствольного соснового бора, окружающего это болото. Подобные группировки, независимо от их величины, могут обладать различными ритмами годового цикла и, тем самым, быть в какой-то степени репродуктивно изолированными. Например, растения на склонах южной экспозиции начинают вегетировать, цвести и плодоносить раньше, чем на склонах северной экспозиции.

Морфобиологические группы, согласно К. М. Завадскому, объединяются в экоэлементы. Экоэлемент — это «внутрипопуляционная форма, связанная со спаянным, нерасщепляющимся генетически комплексом, и способная выходить из состава популяции в положение самостоятельно существующего экотипа» (с. 220). По сути дела, экоэлемент не просто модификация, а модификация, фиксированная в результате генокопирования, под действием стабилизирующего отбора (см. главу 5). Среди растений известно довольно много примеров, когда одна из частей нормы реакции в определенных экологических условиях становится наследственной и при скрещивании дает картину менделевского расщепления. У вербейника *Lisimachia vulgaris*, как и у многих других растений, существуют световые и теневые модификации листьев. Теневые листья отличаются более широкой листовой пластинкой, меньшим опушением и числом устьиц. Теневая форма вербейника с запада ареала сохраняла эти особенности в течение ряда поколений при искусственном выращивании на освещаемых солнцем делянках

(Turesson 1922, цит. по Синской, 1948). Особенно много подобных примеров среди культурных растений и сорняков.

Экоэлементы объединяются в локальную популяцию, по-видимому, соответствующую локальной популяции у животных. Локальные популяции у растений могут иметь очень разные размеры. Например, в северной Англии на старых отвалах шахт, обогащенных солями свинца или меди, растет полевица *Agrostis tenia*. Тот же вид растет и вокруг отвалов на почве, не загрязненной солями тяжелых металлов. Пересаживание полевицы с отвалов на незагрязненную почву показало, что пересаженные растения гибнут, не выдерживая конкуренции с фитоценотическим окружением. Аналогично, растения с незагрязненной почвы, пересаженные на отвалы, гибнут от отравления. Жесткий естественный отбор адаптировал полевицу к существованию на отвалах. Несмотря на отсутствие репродуктивной изоляции внешними преградами (полевица опыляется ветром), возникли маленькие, но самостоятельные популяции на отвалах шахт.

Альтернативным примером может служить популяция скального дуба *Quercus petrala*. На Северном Кавказе он растет по склонам хребтов, причем рощи этого вида отделены друг от друга ущельями, занятыми насаждениями бука и граба, а по гребням хребтов растет дуб пушистый. Желуди, как правило, разносятся недалеко, каждую рощу скального дуба можно рассматривать как микропопуляцию. Однако, дубы — ветроопыляемые растения и очень долговечные. Н. В. Глотов (Тимофеев-Ресовский и др., 1973) пришел к выводу, что за время существования насаждений за счет разноса пыльцы формируется единый генофонд для всех насаждений скального дуба северного макросклона Главного Кавказского хребта, то есть все эти насаждения являются единой популяцией.

Местные (локальные) популяции объединяются, согласно К. М. Завадскому, в экотип — «локальную экологическую расу», которая, по определению, по-видимому, близка к экологическим популяциям Н. П. Наумова (см. выше) или к экологическим расам насекомых. Е. Н. Синская (1948) предложила для таких крупных объединений термины «климатип» и «синэкотип». Согласно этому автору, климатипы приурочены к определенным большим территориям (биомам), соответствующим приблизительно природно-климатическим зонам.

Экотипы Завадский объединил в подвиды. Подвид — это «сформированная географическая или экологическая раса».

Таким образом, несмотря на все трудности, обусловленные особенностями биологии растений, можно утверждать, что для них, как и для животных, характерна сложная и лабильная иерархическая структура популяций.

Несколько особняком стоит, развиваемый в фитоценологии, подход, основанный на выделении ценопопуляций — популяций-компонентов данного фитоценоза. Основная особенность такого подхода состоит в том,

что границы ценопопуляций обычно не совпадают с границами популяций, как генетических общностей. Выше уже был приведен пример с сосняком на сфагновом болоте и бором вокруг болота. Сосны на болоте образуют четко очерченную ценопопуляцию. Аналогично, роща скального дуба на склоне хребта — часть фитоценоза этого склона, то есть ценопопуляция. В фитоценотическом аспекте изучаются, главным образом, пространственная структура, ярусность (вертикальная структура) и возрастной состав ценопопуляций и их роль в сообществах. Этот подход имеет важное значение для анализа эволюции экосистем и будет рассмотрен в гл. 13.

Изложенные данные свидетельствуют о существовании и у животных, и у высших растений сложной, динамической и видоспецифической иерархии популяций от семейных групп (животные) или семенного потомства данного растения, до экологических рас и подвидов. В разных частях видового ареала популяции одного ранга могут сильно различаться по устойчивости во времени. Как уже сказано, колонии грачей (десятки гнезд) в старинных английских парках могут существовать столетиями. Гораздо более многочисленные (тысячи гнезд) колонии грачей на юге Западной Сибири, в Барабинской лесостепи, редко существуют более десяти лет. Экскременты птиц настолько обогащают азотом почву под деревьями, что роща (колок) берез, где располагается колония, начинает усыхать. По мере гибели деревьев колония распадается.

Границы популяций легко выделить на островах для растений и сухопутных животных, в пресноводных озерах для туводных и околоводных растений и животных, в случаях существования изолятов, но очень трудно при более или менее диффузном распространении вида. Кроме того, границы популяций пульсируют в зависимости от динамики численности вида и локальной плотности населения. Для многих видов микромаммалий показано освоение молодыми мигрирующими зверьками субоптимальных местообитаний и возникновение на этих территориях поселений, составляющих как бы периферию территории основного поселения, располагающегося в лучших условиях.

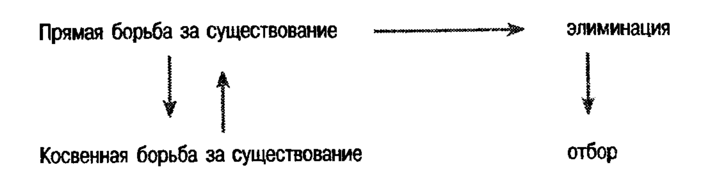
Таким образом, требования к популяции, как к элементарной единице эволюции: устойчивость в чреде поколений и определенный уровень изоляции от других популяций, применим к разным уровням иерархии внутривидовых объединений особей, от более или менее устойчивых микропопуляций до более или менее локальных экологических и географических популяций. Само выделение популяции как универсальной элементарной единицы эволюции и существования вида в значительной степени условно. Точнее, оно операционально: ее выделяют, руководствуясь задачами данного исследования и спецификой объекта. При обобщении данных, как и при математическом моделировании, популяция становится в значительной степени абстрактной совокупностью организмов.

## 3.2. Экологические взаимодействия как причина естественного отбора

***Борьба за существование***

Как сказано выше, экология, как наука о взаимодействиях организмов с окружающей средой, обязана своим возникновением дарвиновскому учению о борьбе за существование. Ч. Дарвин в «Происхождении видов...» объединил в этом термине все многообразие внутри и межвидовых отношений. Он же дифференцировал межвидовую и внутривидовую борьбу. Л. Морган и, затем, Л. Плате обратили внимание на то, что элиминация (устранение), то есть гибель животных и растений, может быть избирательной или массовой. Избирательная элиминация ведет к отбору, а неизбирательная не имеет значения для прогрессивной эволюции. Массовая элиминация обычно обусловлена стихийными бедствиями, такими как пожары, наводнения, извержения вулканов и т. п. Однако, в не столь экстремальных ситуациях могут выжить наиболее сильные и здоровые организмы. Поэтому, указанные авторы ввели понятие конституциональной борьбы за существование. При неблагоприятных абиотических условиях выживают организмы с наиболее удачной конституцией. И. И. Шмальгаузен показал, что хорошая конституция имеет важное значение для выживания не только при ухудшении абиотических условий, но и при любых других формах борьбы за существование, например, для избежания опасности, устойчивости к болезням, в борьбе за самку и т. п.

На каждый организм действуют три комплекса факторов среды: абиотические, особи других видов (пища, враги и паразиты, конкуренты) и особи своего вида. С. А. Северцов предложил различать прямую и косвенную борьбу за существование (С. А. Северцов, 1941). Прямая борьба за существование — это столкновение организмов с факторами среды, непосредственно вызывающими их гибель, то есть с очень жесткими абиотическими условиями, с хищниками и болезнями (отношения в трофических цепях). Косвенная борьба за существование — это, в основном, конкуренция, как межвидовая, так и внутривидовая. Конкуренция, как правило, не влечет за собой гибели организма, но истощает организм, делая его более уязвимым для элиминирующих факторов прямой борьбы за существование. Интенсивность прямой и косвенной форм находятся в обратной зависимости. Повышение численности популяции означает



низкий уровень смертности, но обострение конкуренции за ограниченные ресурсы. Понижение численности означает усиление гибели вследствие прямой борьбы, но понижение конкуренции.

И. И. Шмальгаузен (1946) по политическим мотивам предпочитал пользоваться термином состязание, а не конкуренция. Конкуренция в сталинскую эпоху считалась явлением, присущим «загнивающему капиталистическому обществу», а использование этого термина в биологии могло быть истолковано в духе социалдарвинизма, присущего немецко-фашистской идеологии. Важным вкладом Шмальгаузена в учение о борьбе за существование явилось различение активного и пассивного соревнования. Активное соревнование (активная конкуренция) — это конкуренция за ограниченные ресурсы, такие как пища или индивидуальный участок. Пассивное соревнование (пассивная конкуренция) — конкуренция за избежание опасности: хищников, паразитов, неблагоприятных абиотических условий. Активная и пассивная конкуренция тесно связаны. Например, зимой усиливается пассивная конкуренция по устойчивости к холоду и, одновременно, активная конкуренция за пищу и(или) убежища. Так, в Магаданской обл., при температуре около –40°C сероголовые гаечки *Parus cinctus* конкурируют за дупла, в которых они ночуют, чтобы сохранить тепло (Андреев, 1980). Отношения между особями внутри популяции наиболее важны с точки зрения эволюции. Они приводят к индивидуальной элиминации и, тем самым, к выживанию наиболее приспособленных.

В результате, в отечественной литературе сложилась довольно стройная картина форм борьбы за существование.

По количеству особей, участвующих в борьбе за существование, принято различать индивидуальную, межгрупповую и межвидовую конкуренцию. К межвидовой борьбе относятся и отношения в цепях питания.

В англоязычной литературе, посвященной микроэволюции, борьба за существование, как правило, не рассматривается. Популяционного генетика интересует, прежде всего, дифференциальное воспроизведение генотипа, то есть естественный отбор, а не экологические причины гибели или дифференциального выживания организмов.

Надо, однако, подчеркнуть, что вышеприведенный краткий обзор представлений о борьбе за существование, сформировавшийся в отечественной эволюционной литературе в 30—40-х годах XX в., хотя и правильно, но очень обобщенно и поверхностно характеризует сложнейшие экологические взаимодействия организмов с окружающей средой. Экология ушла далеко вперед, и экологические основы эволюции требуют более детального рассмотрения.

***Экологическая ниша. Факторы, влияющие на популяцию***

Считается, что ареной борьбы за существование, той средой, в которой она происходит, является биогеоценоз (экосистема). Это правильно в том смысле, что все компоненты биоценоза взаимодействуют и с абиотическими условиями своего существования и между собой. Взаимодействие популяций, составляющих биоценоз, может быть непосредственным, например, взаимодействия хищника и жертвы. Может быть опосредованным, например, зависимость зараженности гельминтами дефинитивных хозяев от численности промежуточных хозяев. Взаимодействия могут совсем не прослеживаться. Например, едва ли можно предположить связь между сапрофитными грибами, разрушающими растительный опад (подстилку) и численностью копытных, обитающих на данной территории.

Для популяции каждого вида, являющегося частью данного биоценоза, важны, прежде всего, те его компоненты, которые непосредственно определяют саму возможность его существования и ее численность. Этот подход нашел отражение в концепции экологической ниши — комплекса условий и факторов среды, определяющих границы приспособленности вида. Концепция многомерной экологической ниши, сформулированная в 1957 г. Хатчинсоном, стала практически общепринятой и изложена в большинстве руководств по экологии. Поэтому здесь приведена только краткая ее характеристика с целью показать сложность экологических взаимодействий.

Приспособленность организмов данного вида к любому параметру среды можно представить как зависимость плотности распределения особей данного вида от этого параметра. Например, оптимальная для травяной лягушки *Rana temporaria* температура около 20°С. В эксперименте большая часть лягушек в градиенте температуры будет группироваться около этого значения. В то же время, лягушки очень чувствительны к влажности воздуха. Для них оптимальна 80—100% относительная влажность. Следовательно, если при 20°С влажность будет ниже 70—80%, лягушки будут предпочитать более низкую температуру, но более высокую влажность. Вводя, таким образом, другие параметры среды: химический состав (лягушки не выдерживают повышенной солености воды или почвы), каждый из пищевых ресурсов, врагов, паразитов и т. д., получим **многомерное пространство, характеризующее границы приспособленности вида.** Это пространство **называется фундаментальной экологической нишей.** В природе границы пространства фундаментальной ниши не достижимы в силу противодействия самой среды: конкурентов, отнимающих часть ресурсов, хищников и паразитов, сокращающих численность вида и/или затрудняющих использование ресурсов, колебаний абиотических условий, например, баланса температуры и влажности. **Многомерное пространство, в котором вид реально существует в природе, называется реализованной**

**экологической нишей.** В реализованной нише и происходят те экологические взаимодействия, которые определяют судьбу каждой особи, то есть, отбор или элиминацию.

Поскольку популяции вида существуют в несколько различных условиях, и различаются по приспособленности, ниша вида подразделяется на субниши популяций. Все субниши исследовать невозможно. Поэтому, на практике субниша исследуемой популяции, то есть той общности организмов, с которой работает эколог, молчаливо признается нишей вида. Этот подход оправдан для организмов с прямым развитием. Для организмов, развитие которых происходит с метаморфозом (большинство беспозвоночных, амфибии), каждой стадии онтогенеза свойственна своя ниша. Например, для трохофоры и взрослой полихеты экологические ниши разные, так же как для головастика и лягушки.

Поскольку технически невозможно изучить все компоненты экологической ниши, исследователь ограничивается немногими ее компонентами, наиболее важными с его точки зрения. Обычно, основное внимание обращают на пищевые связи (трофическая ниша), пространственное распределение (топическая ниша), действие хищников и абиотических факторов. Паразитарные и инфекционные поражения изучают, как правило, в специальных исследованиях.

Для высших животных, популяционная структура которых исследована несравненно лучше, чем у остальных, большое значение имеют внутрипопуляционные отношения. Строго говоря, эти отношения не входят в понятие экологической ниши. Однако, большая часть абиотических воздействий и межвидовых отношений, влияющих на приспособленность каждого организма, преломляются именно внутривидовыми отношениями.

*Дифференциальная смертность и дифференциальное выживание*

При изучении динамики численности популяций в природе исследователь прежде всего сталкивается с тремя хорошо заметными и достаточно общими явлениями. Во-первых, репродуктивная часть популяции, то есть численность организмов, достигших половой зрелости и оставляющих потомство всегда меньше, чем общая численность популяции, включающая все возрастные группы (когорты, генерации), не достигшие половой зрелости. Во-вторых, смертность младших возрастов обычно больше смертности взрослых. В-третьих, смертность усиливается в неблагоприятные сезоны года.

Возрастная смертность может быть представлена тремя основными типами изменения численности генерации (поколения) (рис. 31). Ранние возраста у дрозофилы, в экспериментальных и естественных популяциях защищены пищевым субстратом и мало доступны повреждающим факторам. Имаго, напротив, не защищены и быстро гибнут. У людей против

детской смертности в развитых странах действует весь арсенал современной цивилизации, включая медицину. Даже в слаборазвитых странах или в регионах с очень плохой экологической обстановкой смертность детей до года не превышает 8—12 ‰. Смертность гидры равномерна по всем этапам роста полипа, так как при бесполом размножении молодые гидры, отпочковавшиеся от материнского организма, экологически и генетически тождественны ему. Факторы среды, вызывающие смертность, действуют на них одинаково. Тип устрицы, по-видимому, наиболее широко распространен в природе. У самой устрицы колоссальная гибель ранних возрастов обусловлена наличием расселительной личинки трохофоры, превращающейся затем в планктонную личинку велигер. Эти личинки гибнут и от планктофагов, и от того, что к моменту начала метаморфоза лишь немногие из них случайно попадают в места, пригодные для оседания на субстрат. В то же время, после метаморфоза устрицы более или менее надежно защищены раковиной. Даже у тех видов, у которых раннее развитие более или менее надежно защищено, существует возрастная пирамида. Чем старше возраст данной когорты, тем она малочисленнее.

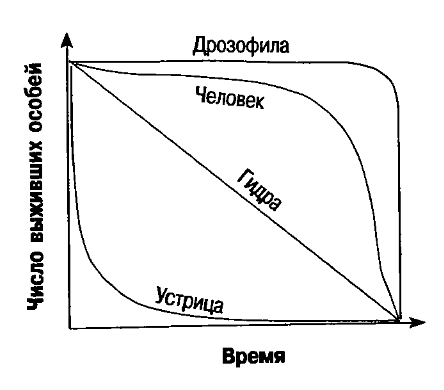



**Рис. 31.** Типы кривых возрастной выживаемости (из Дейви, 1950)

Сказанное означает, что борьба за существование обусловлена взаимодействием особей, составляющих популяцию, и популяции как целого с компонентами ее реализованной ниши, а не перенаселением, как это предполагал Дарвин. Плодовитость любого вида является адаптацией, сформировавшейся в ходе предшествующей эволюции, такой же, как любая другая адаптация. Плодовитость такова, что, перекрывая гибель от всевозможных факторов, обеспечивает устойчивость популяции в череде поколений. Это можно проиллюстрировать следующим примером. Травяная лягушка *Rana temporaria* откладывает в Подмосковье в среднем 1800 икринок, а остромордая *R. arvalis* — 1100. Размножаются оба вида часто в одних и тех же лужах и маленьких прудиках. Однако, травяная лягушка размножается на 7—10 дней раньше остромордой, ранней весной, как только лед на прудах отходит от берегов, а таяние снега в лесу еще продолжается. Когда сходят талые воды, массы икры и вылупившихся головастиков, до 80 % от количества отложенной икры высыхает и гибнет. Поскольку остромордая лягушка мечет икру позже, гибель икры этого вида от высыхания не превышает 20—25 %. Этим и объясняется разница в плодовитости двух близких видов. Особенно понижается плодовитость с возникновением любых форм

заботы о потомстве. Жаба-повитуха *Alytes obstetricans* наматывает икру на задние лапы и носит ее с собой. Плодовитость этого вида около 150 икринок. У *Pipa americana* плодовитость еще меньше, порядка 100 икринок. Икра этого вида развивается в ячейках кожи на спине матери.

Таким образом, плодовитость не причина борьбы за существование, а ее результат. Причина же имеет более общий характер — активность жизни, то, что В. И. Вернадский назвал давлением жизни.

Вместе с тем надо учитывать, что возрастная гибель — интегральный результат всего комплекса сложнейших отношений каждой особи с ее экологическим окружением: особями своего вида и компонентами реализованной экологической ниши. Причиной повышенной смертности именно молодых организмов можно, по-видимому, считать несовершенство их адаптаций, еще не вполне сформировавшихся в ходе онтогенеза. Важную роль, вероятно, играет и дополнительная энергетическая нагрузка. Рост требует значительных энергетических затрат. Невозможность их восполнить ведет к гибели. С эволюционной точки зрения возрастная гибель — мощнейший «фильтр», обуславливающий приспособленность особей, составляющих репродуктивную часть популяции и, тем самым, экологическую устойчивость всей популяции в более или менее константных условиях среды.

Сезонная гибель обусловлена, прежде всего, ухудшением экологической обстановки в неблагоприятные сезоны года: сухой сезон в южных широтах, холодный зимний сезон — в бореальных. Однако, неблагоприятное действие оказывают не столько сами абиотические условия, сколько связанные с ними и опосредующие их действие биотические факторы: ухудшение условий добывания пищи и уменьшение ее количества для животных, понижение влажности в сухой сезон и промерзание грунта на севере для растений и т. п. Примером может служить зависимость смертности зайца русака *Lepus europeus* от условий зимы (рис. 32). Очевидно, что зайцы гибли не от холода, а от бескормицы. Об этом свидетельствует смещение кривой численности зайцев приблизительно на половину периода цикла относительно кривой температуры.

Абиотические факторы сами по себе, как правило, не вызывают повышения смертности. Они обычно колеблются в тех пределах, к которым каждый данный вид приспособлен. Поэтому, повышение смертности возникает при экстремальных значениях условий существования, таких как извержения вулканов, ураганы, наводнения и тому подобные редкие катаклизмы. Даже к лесным пожарам растения могут приспособиться. Например, температура горения хвои виргинской сосны недостаточна, чтобы повредить почки этого дерева. Если же природная катастрофа настолько сильна, что вызывает гибель, то обычно смертность имеет не избирательный, а массовый характер, не ведущий к естественному отбору.

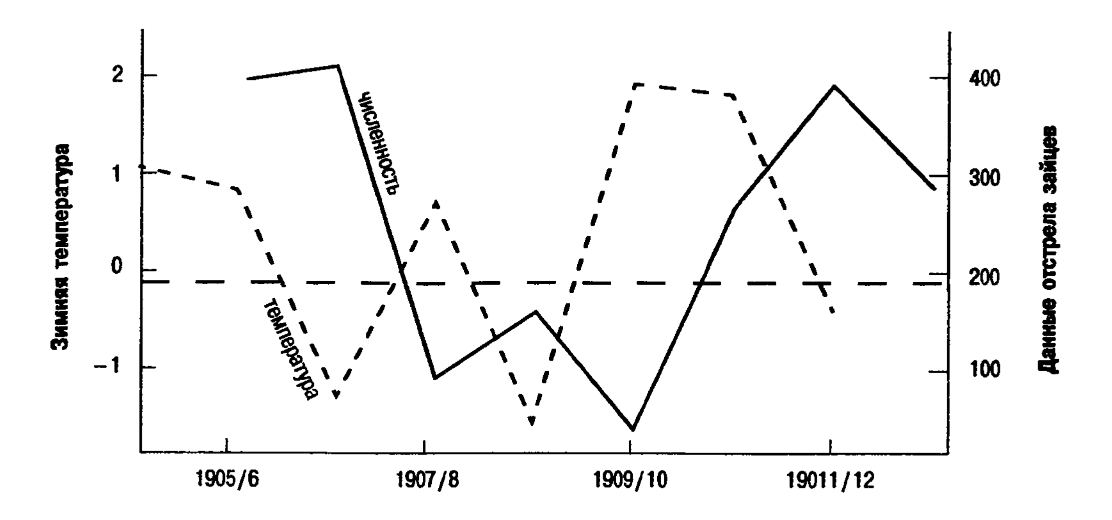



**Рис. 32.** Зависимость численности зайцев-русаков от зимней температуры (из Зеликмана, 1967)

Один из немногих примеров избирательной гибели, вызванной абиотическим фактором, послужил чуть ли не первым прямым подтверждением теории естественного отбора в природе. В начале 90-х годов XIX в. в порту г. Плимута, в Англии был построен новый мол. В результате, из гавани был затруднен вынос известковой мути, которую приносили две впадающие в нее речки. Замутнение воды привело к дифференциальной гибели крабов *Carcinus maenas*. У крабов с широким панцирем известковая взвесь засоряла жабры, и они гибли, а крабы с более узким панцирем и, соответственно, маленькими отверстиями, выживали.

Биотические связи популяции как целого складываются из отношений в цепях питания и отношений, обычно конкурентных, с популяциями других видов, находящихся на том же трофическом уровне биоценоза. Прямые

*Таблица 6*

**Отбор по ширине панциря у крабов Carcinus maenas (Уелдон, 1896)**

| Длина панциря, в мм | Относительная ширина панциря, в мм | | |
|---|---|---|---|
| | 1893 г. | 1895 г. | 1898 г. |
| 11,9 | 79,1 | 78,7 | 78,0 |
| 13,1 | 77,7 | 77,2 | 76,0 |
| 14,5 | 76,3 | 75,4 | 74,4 |

отношения хищника и жертвы приводят, как правило, к избирательной элиминации среди жертв. Это подтверждается давно установленным в экологии правилом, согласно которому, хищник не может полностью уничтожить свою жертву. При уменьшении плотности населения жертв, вызванном сокращением их численности, перестают окупаться энергетические затраты хищника на добывание данного вида жертв. Хищник вынужден либо переключаться на другие, более доступные объекты охоты, либо мигрировать, либо гибнуть от голода. Избирательность гибели от хищника в ряде случаев подтверждается и прямыми наблюдениями в природе (рис. 33).

Ни одно травоядное животное не поедает целиком те растения, которыми оно питается. Копытные, грызуны, саранча во время массовых размножений этих прямокрылых, могут целиком состригать надземные части травянистых растений. Однако, корни, подземные стебли и запас семян в почве сохраняются. Например, в условиях бедных растительностью сухих степей Средней Азии и Центральной Азии сурки проявляют большую избирательность относительно частей поедаемых растений, чем

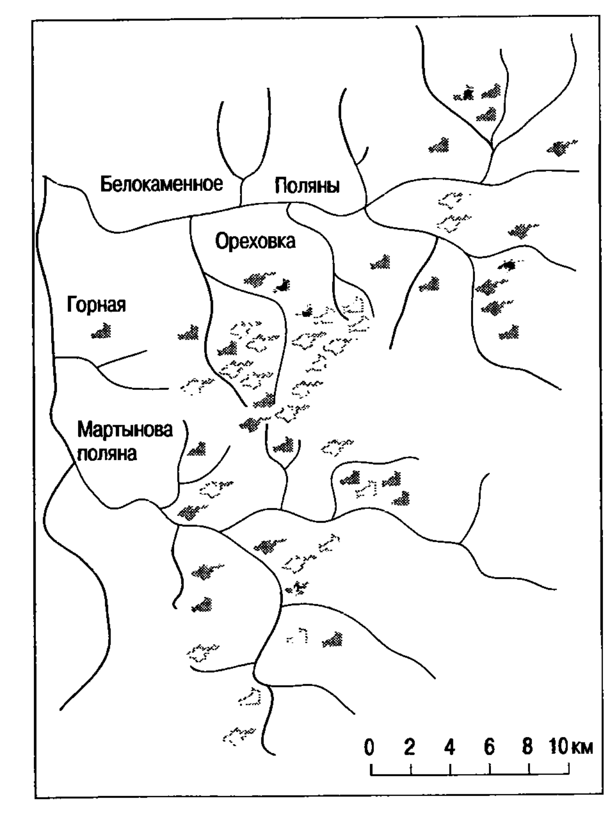



**Рис. 33.** Места охоты тигров на кабанов и изюбрей на стационарном участке Сихотэ-Алинского заповедника в 1972–1973 гг. (по Юдакову, Николаеву, 1987)

видового состава кормов. Они поедают побеги и листья, содержащие не менее 60 % воды и богатые белком, то есть активно растущие части растений (Бибиков, 1967). В африканских саванах, прериях Северной Америки, в южнорусских степях (в меньшей степени) показано, что сообщества травоядных млекопитающих не только не ухудшают, но напротив, поддерживают структуру фитоценозов. Избирательность питания позволяет сосуществовать разным видам травоядных. Разбивание копытами растительной ветоши способствует ее разложению грибами и бактериями. Выгораживание участков целинной степи, не допускавшее на эти участки травоядных, приводило к разрастанию дерновин ковыля и вытеснению многих видов растений. В то же время, выпас скота, использование пастбища одним видом копытных, тоже нарушает сложившуюся исторически структуру фитоценоза: преимущественно поедаемые растения страдают сильнее непоедаемых и проигрывают в конкуренции. При перевыпасе, когда деструктивные процессы дополняются вытаптыванием и разрушением дернины, возникает пастбищная дигрессия — разрушение фитоценоза вплоть до опустынивания ландшафта. Примером может служить история Черных земель в Калмыкии. Эта территория использовалась как зимние пастбища овец северо-восточного Кавказа в течение ряда десятилетий, пока не превратилась в барханную пустыню.

Экологические отношения между растениями и животными складывались в ходе длительной коадаптивной эволюции. В результате, у животных вырабатывались адаптации к преодолению защитных барьеров, которыми растения защищаются от фитофагов, паразитов и других повреждающих агентов, а у растений вырабатывались различные защитные механизмы. По-видимому, самым простым из подобных механизмов является избыточность фитомассы. Известно, что сокращение на треть хвои сосны гусеницами соснового шелкопряда не сказывается на приросте деревьев, по сравнению с неповрежденными. Большинство растений вырабатывают более или менее эффективные морфологические и (или) химические средства защиты. Жесткая кутикула листьев, опушение, шипы, колючки и т. п. представляют собой механическую защиту. Всевозможные алкалоиды, терпены, гликозиды, иногда неорганические вещества, вплоть до синильной кислоты — средства химической защиты. Например, фитоэкдистероиды, синтезируемые некоторыми растениями, близки по структуре и физиологически замещают гормон метаморфоза насекомых — экдизон. Когда личинки, поедая растения, получают их с пищей, начинается преждевременный метаморфоз и имаго оказываются стерильными. В ряде случаев показано, что растения усиливают продукцию защитных веществ в ответ на повреждения. Например, бобры предпочитали побеги взрослых осин, а не ювенильную поросль, выросшую после подгрызания взрослых деревьев (Basey et al, 1990, цит. по Шилову, 1997).

В большинстве проанализированных взаимодействий растений и животных фитофагов эти взаимодействия обычно не ведут непосредственно к гибели растений, но способствуют их вытеснению из фитоценоза в результате понижения конкурентоспособности.

Таким образом, дифференциальная смертность в цепях питания обусловлена двумя факторами: взаимными приспособлениями низшего и высшего звеньев трофической цепи и конкурентными отношениями на данном трофическом уровне. На примере растений видно, что не только конкуренция экспонирует жертву, делая ее более доступной хищнику или, в случае травоядных, консументу первого порядка, но и повреждение жертвы паразитами (для растений консументами первого порядка) делает организм более уязвимым для вытеснения его конкурентами.

## 3.3. Межвидовая конкуренция

Межвидовая конкуренция — сложное явление. Принято различать интерференцию или прямую конкуренцию за ограниченные ресурсы, и эксплуатацию или косвенную конкуренцию, при которой один из видов обладает явным преимуществом в эксплуатации ресурса, тогда как его конкуренты вынуждены довольствоваться худшими условиями или худшими ресурсами. Оба типа конкуренции отчетливо выявляются только в эксперименте. Общеизвестное правило конкурентного исключения, согласно которому два вида не могут занимать одну экологическую нишу, было сформулировано Г. Ф. Гаузе (1934) на основе модельных экспериментов по конкуренции *Paramecium caudata* и *P. aurelia* за ограниченный пищевой ресурс — клетки дрожжей.

Примером эксплуатационных отношений могут служить известные опыты Парка (Park, 1954) по совместному содержанию двух видов мучных хрущей *Tribodium castaneum* и *Tr. confusum*. При низкой температуре и влажности преимущество имеет *Tr. confusum*. Он вытесняет через элиминацию конкурирующий вид. При высокой температуре и влажности, напротив, *Tr. castaneum* вытесняет *Tr. confusum*. Аналогично, в смешанных посевах злаков в зависимости от абиотических условий в конкуренции выигрывает то один, то другой вид (рис. 34).

В естественных биогеоценозах межвидовая конкуренция ярче проявляется при нарушении сложившейся исторически структуры сообществ. Примером могут служить последствия вселения морской миноги *Petromison marinus* в Великие озера США. В оз. Онтарио этот вид обитал, по-видимому, с очень давних времен; в озера Эри, Гурон, Мичиган и Верхнее, расположенные выше Ниагарского водопада, он проник только после реконструкции в 1922 г. Уэллендского канала, обходящего водопад. Морская минога из озера

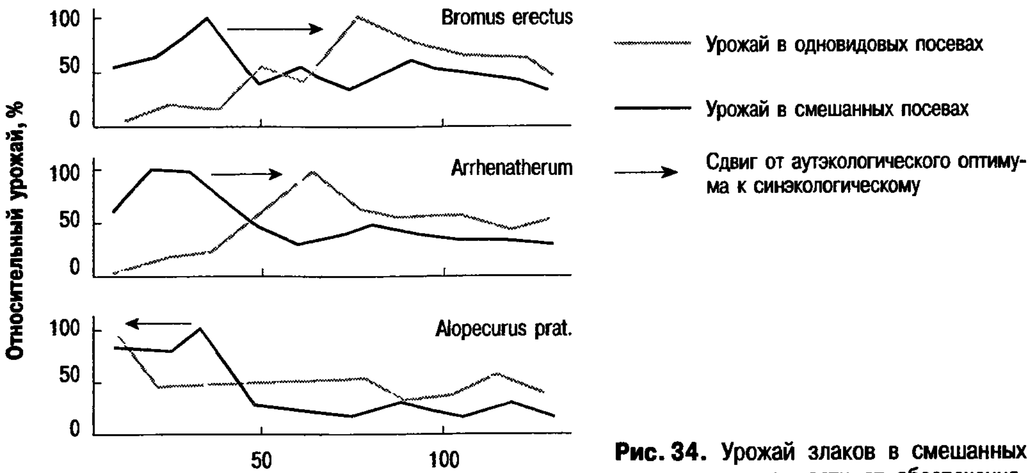



**Рис. 34.** Урожай злаков в смешанных посевах в зависимости от обеспеченности влагой (из Работнова, 1987)

Онтарио представляет собой мелкую озерную форму около 38 см длиной, тогда как в море эти круглоротые достигают 90 см. Минога — хищник, присасывающийся к своей жертве и перемалывающий зубами на языке и ротовой воронке ее ткани. Мелкая рыба гибнет после первого нападения. Крупная рыба выдерживает 2—3 нападения. Миноги очень плодовиты. Они откладывают в разных водоемах 40—60 тыс. икринок, что обусловлено сложным развитием с метаморфозом. Результатом внедрения в Великие озера явился взрывной рост численности миног, получивших новую обильную пищевую базу. Одновременно миноги расселялись по системе озер. В 1927 г. 2 миноги пойманы в оз. Эри, в 1936 г. 4 миноги пойманы в оз. Мичиган, в 1937 г. отмечен нерест миног в речках, впадающих в оз. Гурон, в 1945 г. миноги появились в оз. Верхнем. В 1961 г. в оз. Верхнем выловлено 70 тыс. миног, что не подорвало их численность.

Хищничество миноги отразилось на промысле рыбы в Великих озерах, однако отразилось неравномерно. В оз. Гурон промысел озерного гольца *Salvelinus sp.* и сига *Coregonus sp.* постепенно сокращался до 1948 г. Затем промысел сига стал увеличиваться и в 1950 г. превысил уровень 1935 г. и продолжал нарастать, тогда как промысел гольца стабилизировался на низком уровне (табл. 7). Принимая равномерность истребления миногами и гольцов и сигов, рост численности последнего можно объяснить только выигрышем его в конкуренции с гольцами. Плодовитость сига составляет 10—75 тыс. икринок. Он начинает размножаться в возрасте 3—4 лет. Плодовитость гольца 5—15 тыс. икринок, а половая зрелость наступает примерно в семилетнем возрасте. Пищевая база сига несколько шире,

*Таблица 7*

**Урон, наносимый миногой озерному гольцу и сигу в Великих озерах**

| Год | Продуктивность озерного гольца в озере Мичиган, тыс. фунтов | Продуктивность озерного гольца в озере Гурон, тыс. фунтов | Продуктивность сига в озере Гурон, тыс. фунтов |
|---|---|---|---|
| 1935 | 4873 | 4255 | 1936 |
| 1936 | 4763 | 4314 | 1499 |
| 1937 | 4988 | 3901 | 1664 |
| 1938 | 4906 | 3800 | 1587 |
| 1939 | 5660 | 3203 | 1390 |
| 1940 | 6266 | 2726 | 1098 |
| 1941 | 6787 | 2823 | 926 |
| 1942 | 6484 | 2197 | 782 |
| 1943 | 6860 | 1609 | 603 |
| 1944 | 6498 | 1140 | 537 |
| 1945 | 5437 | 862 | 367 |
| 1946 | 3974 | 731 | 428 |
| 1947 | 2425 | 377 | 456 |
| 1948 | 1197 | 344 | 929 |
| 1949 | | 398 | 1320 |
| 1950 | | 415 | 2701 |
| 1951 | | 552 | 3592 |
| 1952 | | 588 | 5559 |
| 1953 | | 344 | 6479 |

чем у гольца. Гольцы, в основном, рыбоядные хищники, а более мелкие сиги отчасти бентофаги, отчасти рыбоядные хищники.

Из сказанного видно, что два фактора: большая плодовитость и более широкий спектр пищевых ресурсов, обусловили выигрыш сига по отношению к гольцу под действием пресса хищника. Другими словами, до внедрения миноги голец побеждал в эксплуатационной конкуренции, а после внедрения миноги более конкурентоспособным оказался сиг.

Среди растений эксплуатационная конкуренция выявляется, главным образом, в экспериментах. Например, по данным А. В. Соколова (1947) (цит. по Работнову, 1987), при опыте в вегетационных сосудах, монокультуры давали более высокий урожай (г/сосуд), чем попарные смеси. Костер безостый 41,7, овсяница красная 40,0, овсяница луговая 37,2, ежа сборная 34,9. Попарное выращивание этих злаков дало следующие результаты (табл. 8).

*Таблица 8*

**Изменения урожая (г/сосуд) ежи сборной в зависимости от совместного произрастания с различными злаками (по Соколову, 1947)**

| Травосмеси | Общий урожая | Урожай сборной ежи | Урожай второго компонента |
|---|---|---|---|
| Ежа + костер безостый | 40,5 | 12,7 | 27,8 |
| Ежа + овсяница луговая | 38,6 | 16,7 | 21,9 |
| Ежа + овсяница красная | 36,2 | 29,3 | 6,9 |

Дополнительные факторы могут ухудшить конкурентоспособность. Так, в опыте Гровса и Вильямса (Groves, Williams, 1975, цит. по Работнову, 1987) сорняк *Chondrilla juncea* проигрывал в конкуренции с райграссом сильнее, если этот сорняк был заражен ржавчинным грибом *Puccinia chondrilleana*. Следует, однако, отметить, вслед за Т. А. Работновым (1987), что результаты многих экспериментов по совместному произрастанию свидетельствуют об отсутствии конкуренции между культивируемыми растениями и, даже, о взаимном или одностороннем их положительном влиянии друг на друга.

Из приведенных примеров следует, что конкуренция за ограниченные ресурсы в сложившихся биоценозах, в целом, должна проявляться слабее, чем в эксперименте. Одной из причин этого является обусловленное отчасти экологическими причинами (конкуренцией), отчасти причинами эволюционными (коадаптивная эволюция) расхождения по использованию ресурсов. Другой причиной, как это видно из примеров с рыбным промыслом в Великих озерах США и поражением хондриллы ржавчиной — влияние других компонентов экологической ниши. Множественное воздействие факторов среды, каждый из которых в той или иной степени воздействует на популяцию, стабилизируют ее существование. Вероятно, можно говорить о биогеоценотическом контроле состояния популяций, дополняющем их собственный гомеостаз. Косвенным подтверждением сказанному могут служить успешные вторжения видов на новые территории при их интродукции или случайном заносе. Кролики в Австралии, домовый воробей в Северной Америке, зверобой пронзеннолистный в США, опунция в Австралии, ондатра

в Евразии и многие аналогичные примеры показывают, что быстрое распространение и высокая численность иммигрантов обусловлены отсутствием сформировавшегося исторически комплекса врагов и конкурентов, то есть биогеоценотического контроля численности интродуцентов.

В сложившихся экосистемах чаще наблюдается разделение ограниченных ресурсов между конкурирующими видами. Примером может служить разделение пищевых ресурсов между муравьями-зоонекрофагами в песках пустыни Каракумы (Длусский, 1981) (рис. 35).

Следствием интерференции между видами обычно является их пространственная несовместимость в сложившихся сообществах, или расхождение по разным нишам близких экологически и частично симпатричных видов. В Приморье доказано конкурентное исключение волка амурским тигром (Громов, Матюшкин, 1974). По наблюдениям Горохова (1973) в бассейне р. Ваку (р. Малиновка) до 60-х годов XX в. тигров не было, а волк был многочисленен. С восстановлением популяции тигров численность волков стала быстро сокращаться. Зимой 1970/71 г. на обследованной территории постоянно обитало 7—8 тигров, а следов волков не было найдено. Показано, что некоторые виды мягких кораллов выделяют в окружающую воду токсины. Так, *Gambusina affinis* выделяет дитерпен FN-45, который высокотоксичен для других кораллов и, таким образом, освобождает себе жизненное пространство. Аналогично, *Palytoa toxica* выделяет белок палитоксин, связывающий у других обитателей рифа $Na^+$ $K^+$ АТФазу, что

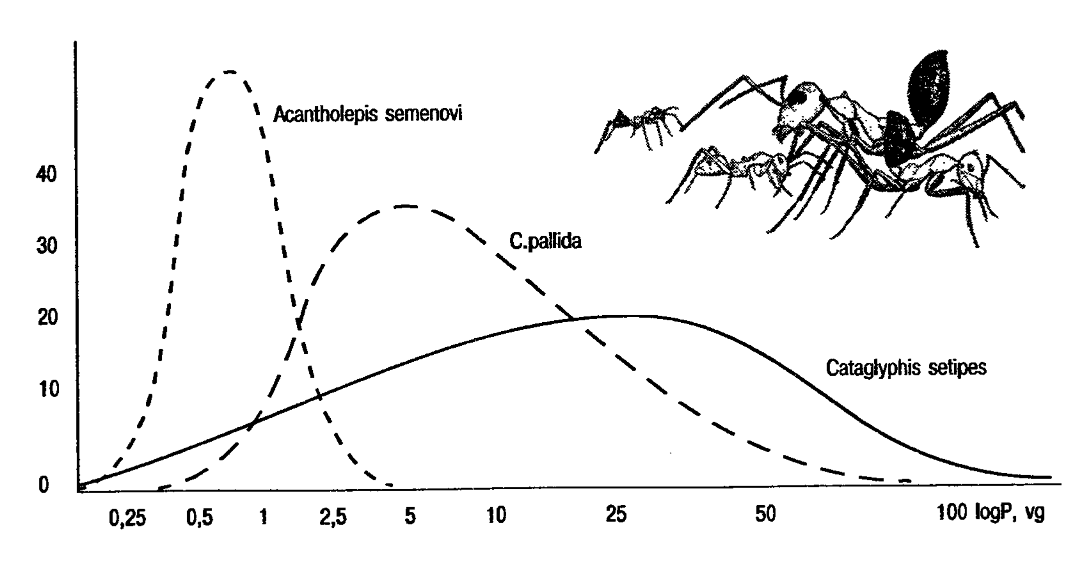



**Рис. 35.** Сравнительные размеры трех основных видов дневных зоонекрофагов песчаной пустыни и частотное распределение их добычи по весовым классам (в %) (из Длусского, 1981)

приводит их к гибели. Токсические вещества выделяют многие грибы, бактерии, водоросли и высшие растения. Во многих случаях эти вещества служат и для защиты от поедания.

Большое внимание многие исследователи уделяют аллелопатии — химическим взаимодействиям высших растений, осуществляемым через летучие вещества, выделяемые листьями и через выделения корней. Однако, Т. А. Работнов (1987), проанализировавший результаты многих работ на эту тему, высказался скептически об их доказательности. Действительно, вещества, выделяемые корнями в естественных биогеоценозах, быстро разлагаются почвенными грибами и бактериями, сорбируются на частичках почвы и, по-видимому, быстро теряют биологическую активность.

Один из немногих надежно доказанных случаев интерференции среди высших растений структура чаппараля в Калифорнии (США) — кустарника белолистного шалфея *Saliva leucophylla*, выделяющего через листья большое количество терпенов. В результате, вокруг куртины шалфея образуется круг голой земли, лишенный травянистой растительности, диаметром около 3 м, затем следует полоса угнетенной растительности, шириной в 2—6 м, и дальше не угнетенные злаки, главным образом, овсюг, костер, несколько видов овсяниц, аистник. Следует отметить, что все эти виды злаков происходят из старого света и распространились в Калифорнии в результате пастбищной дигрессии прерии. Может быть, столь явный результат интерференции обусловлен отсутствием коадаптации между аборигенным шалфеем и видами-интродуцентами.

## 3.4. Внутривидовая конкуренция

Внутривидовая конкуренция может быть подразделена по числу конкурирующих особей на групповую (=межпопуляционную) и индивидуальную. Теоретически, конкуренция между популяциями должна приводить к их дивергенции, в пределе, к видообразованию. Предполагается, что при достаточной изоляции соседних популяций и конкуренции между ними, в каждой из этих популяций должны чаще выживать особи менее сходные с особями другой популяции. Чем более близки между собой организмы, тем по большему количеству параметров ниши они должны конкурировать. Поэтому, увеличение различий между популяциями (дивергенция) должно ослаблять конкуренцию между ними. Это рассуждение основано на представлении Ч. Дарвина о том, что между близкими формами конкуренция особенно остра. Теоретически оно вполне логично. Однако, как сказано выше (см. 3.1), исследователь обычно не видит в природе четких границ между популяциями. Если же такие границы существуют, то они свидетельствуют о пространственной разобщенности популяций. В этом случае

трудно предполагать и конкуренцию между ними. Исходя из сказанного, можно думать, что внутривидовая дифференциация обусловлена, главным образом, адаптацией каждой популяции к локальным условиям существования. Сам же процесс этой дифференциации много сложнее, чем конкурентная дивергенция.

Индивидуальная конкуренция обусловлена, с одной стороны, теми же причинами, которые обуславливают межвидовую конкуренцию, то есть ограниченностью ресурсов, с другой стороны — индивидуальными особенностями каждой особи. Шмальгаузен (1968) назвал эту причину биологической разнокачественностью особей популяции, подчеркнув, тем самым, экологический аспект генетической изменчивости.

*Условная конкуренция*

Основное отличие внутривидовой конкуренции от межвидовой состоит в том, что популяция — система более интегрированная, чем биогеоценоз. Представление о популяционном гомеостазе уже прочно устоялось в отечественной литературе (Шварц, 1980; Шилов, 1987, 1997). Поэтому внутривидовые отношения не столь острые, как межвидовые. Относительно высших позвоночных это нашло отражение в сформулированной Винн-Эдвардсом (Wenne-Edwards, 1962) концепции условной конкуренции. Действительно, индивидуальный участок у территориальных животных имеет площадь, обеспечивающую данную особь, пару особей с потомством или семейную группу достаточным количеством пищи. Знание своей территории предоставляет возможность более успешно избегать опасности. Многие млекопитающие (сурки, лисицы, белки и др.) строят на своей территории несколько убежищ, куда и скрываются в тех случаях, когда нет возможности скрыться в основном своем «доме».

У видов, ведущих групповой (стадный, стайный) образ жизни, таких как антилопы открытых пространств, гамадрилы, африканские слоны, гуси и др., и у животных, формирующих крупные семейные группы (стаи волков, кланы гиен, прайды львов, поселения *Mus musculus* sensu lato и многие другие) формируется поведенческая иерархия: отношения доминирования — подчинения одних особей другими. Во многих случаях доминантной особью бывают самцы (копытные, львы, обезьяны, мыши), реже — самки (африканские слоны, пятнистые гиены), иногда существуют две параллельные иерархии самцов и самок (волки, многие Muridae и Sciuridae). Значение иерархии состоит в том, что она предотвращает острые столкновения внутри группы и снижает уровень стресса. Достаточно демонстрации угрозы со стороны доминанта, чтобы подчиненная особь уступила.

Во всех отношениях условной конкуренции, за обладание территорией, место в иерархии, а также при размножении, конкурентные отношения, как правило, имеют ритуальный характер и кончаются поражением,

но не смертью более слабого соперника. Гибель соперника — не норма, а несчастный случай. Например, самцы оленей во время гона иногда сцепляются рогами и не могут расцепиться. В норме следствием условной конкуренции является не гибель менее приспособленных особей, а устранение их от размножения.

Устранение от размножения обычно касается особей, занимающих низшие ранги иерархии, и тесно связано с возрастной (демографической) структурой населения. У большинства животных от размножения устраняются, в основном, молодые особи и старые особи, теряющие свое доминирующее положение, если они доживают до преклонного возраста. Это бывает у крупных животных, относящихся к стратегии размножения (см. ниже). У территориальных видов молодые особи либо изгоняются родителями (например, у песчанок), либо сами переходят к активному перемещению по территории (многие воробьиные птицы, курообразные и др.). У микромаммалий и более крупных грызунов и зайцеобразных молодежь либо кочует, пытаясь обосноваться в пределах той же микропопуляции на свободной территории, либо образует поселения, которые приурочены к субоптимальным условиям существования. Оптимальные обычно уже заняты особями-резидентами (рис. 24). При ухудшении условий существования такие особи чаще гибнут, что имеет двоякое значение. Во-первых, молодые возраста, низкие ступени иерархии и старые особи служат как бы буфером, защищающим резидентов — репродуктивную часть популяции от неблагоприятных воздействий. Во-вторых, поскольку гибнут не все молодые особи, их смертность, с точки зрения естественного отбора, является фильтром, отсекающим менее приспособленных особей по любым признакам их фенотипов. Из выжившей части рекрутируются особи-резиденты. Молодые, по мере гибели резидентов, или утере ими доминирующего положения, занимают их место. Тем самым, поддерживается и экологическая и эволюционная устойчивость популяций.

В ряде случаев дифференциальная смертность особей, не имеющих индивидуальных участков, показана прямыми наблюдениями. Например, польские зоологи (цит. по Шилову, 1997) на участке, где были помечены все рыжие полевки *Clethrionomis glareolus* показали, что гадюки *Vipera berus*, обитающие на той же территории, чаще ловят не резидентных полевок, кочующих по незнакомой территории.

Примером того, как возрастная смертность, обусловленная внутрипопуляционными отношениями, служит фильтром, сохраняющим немногих, наиболее приспособленных особей, может служить смертность у морских котиков *Callorinus ursinus*. У этого вида взрослый самец, «секач», отвоевавший в довольно жестоких драках с другими секачами себе участок лежбища, обладает гаремом, состоящим из многих, иногда до 50, самок. У всех млекопитающих генетически определяемое соотношение полов *xx* и *xy* 1:1.

У полигамных видов, в том числе у котиков, оно смещено за счет преобладания смертности самцов (рис. 36). На графике приведены расчетные кривые возрастной смертности котиков на островах Прибылова (США) с поправкой, устраняющей влияние промысла. По мере взросления животных смертность снижается. Котики достигают половой зрелости в возрасте 3 лет, но к размножению приступают только в 6—7-летнем возрасте. В этот период молодые самцы начинают участвовать в драках, за участки на лежбище и гаремы. Часть из них, получив серьезные травмы, изгоняется и гибнет от разных причин во время зимних миграций. Немногие, добившиеся успеха, приступают к размножению. Однако, в течение всего репродуктивного периода, секачи не питаются. Они лишь охраняют свой участок и спариваются. Поэтому к концу сезона секачи бывают сильно истощены. На седьмом году они вновь участвуют в драках, и их смертность в этом возрасте еще выше, чем у шестилетних. В результате, лишь наиболее приспособленные могут войти в состав репродуктивной части популяции. С этого момента смертность и самцов и самок более или менее равномерна, что свидетельствует об отсутствии каких-то особых причин гибели каждой особи, точнее о множестве факторов, каждый из которых может стать причиной элиминации.

Значение как возрастной гибели, так и устранения от размножения в качестве «фильтра», сохраняющего приспособленность репродуктивной части популяции, можно проиллюстрировать на примере серой вороны *Corvus cornix* (Блинов, 1998). В пойме верхней Оби эти умные, всеяд-

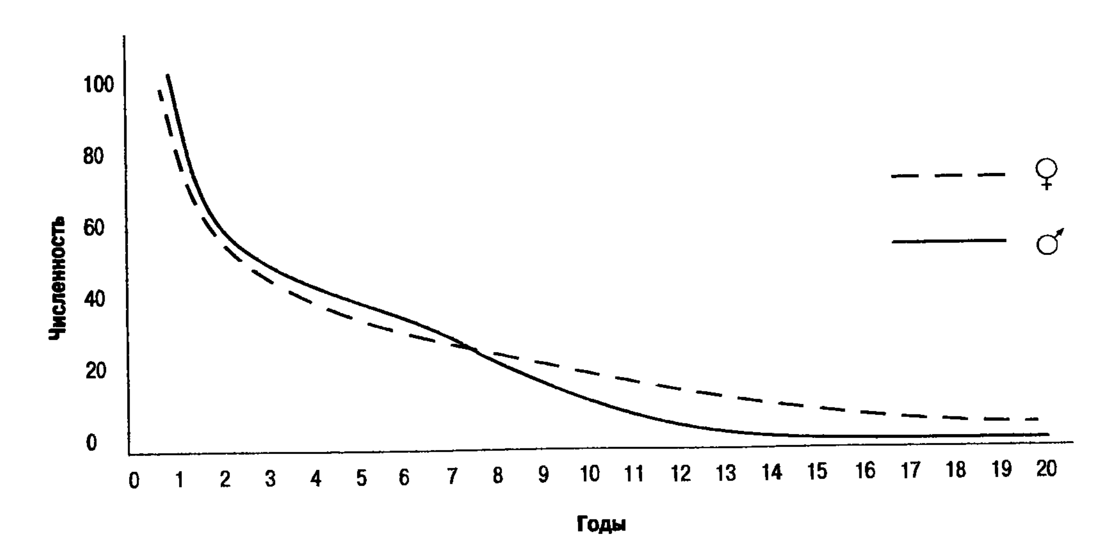



**Рис. 36.** Кривые убыли поколений самцов и самок морского котика (из С. А. Северцова, 1941)

ные и относительно крупные птицы, занимающие в гнездовой период индивидуальные участки, имеют плотность гнездования в среднем 2 пары/км$^2$. Эти птицы-резиденты откладывают около 5 яиц, в среднем на популяцию $4{,}8 \pm 0{,}1$. Эмбриональная смертность (не вылупившиеся птенцы) составляет $15 \pm 3\%$. Эту смертность можно отнести за счет генетических и эпигенетических нарушений эмбриогенеза и за счет материнского эффекта. Замечено, что из яиц, отложенных позже других, птенцы не вылупляются чаще, чем из отложенных раньше. Постэмбриональная смертность происходит в два этапа. Часть птенцов гибнет в возрасте 2—3 дней. Они просто не получают корма. Вся пища достается более активным, раньше вылупившимся птенцам. Другая часть птенцов гибнет в возрасте 5—8 дней, тоже от голода. Но их гибель зависит от опыта родителей. Птенцы в первые дни жизни быстро растут, но терморегуляция у них еще не сформировалась. Поэтому мать вынуждена дольше оставаться в гнезде, обогревая птенцов, а добывает пищу в основном отец. Старые, опытные вороны приносят птенцам корм до 64 раз в день. Молодые, неопытные — до 55 раз. В результате из гнезда вылетают 2—3 птенца. Средняя успешность размножения $48 \pm 2\%$. Часть молодых птиц гибнет во время послегнездовых миграций, во время перелетов, на зимовках в южном Казахстане и Средней Азии, но многие возвращаются. Большая часть вернувшихся не может занять гнездовые участки. Они составляют, так называемый, популяционный резерв. Такие особи держатся либо небольшими группами, либо стаями кочуют по территории в ожидании освобождения гнездовых территорий. Численность популяционного резерва на Верхней Оби составляет 20% численности популяции. При увеличении плотности населения, что свидетельствует о более благоприятных экологических условиях, например, в Англии численность этого резерва у серой вороны может достигать 50% общей численности популяции. Понятно, что «резервисты», во-первых, приобретают личный опыт во внутривидовых и межвидовых контактах, во-вторых, среди них лишь наиболее удачливые, то есть наиболее приспособленные, входят в состав репродуктивной части популяции, по мере гибели членов резидентных пар или освобождения гнездовых участков.

Таким образом, у высших животных во внутривидовых отношениях условная конкуренция заменяет собой эксплуатационную и интерференционную конкуренцию, делая элиминацию еще более избирательной. В ходе условной конкуренции оцениваются буквально все малейшие индивидуальные особенности каждого организма.

### *Пассивная конкуренция*

Другой аспект индивидуальной конкуренции был назван Шмальгаузеном пассивной конкуренцией. К этому аспекту относится биологическая разнокачественность организмов по отношению к повреждающим факторам среды:

жестким абиотическим воздействиям, хищникам и паразитам. Может быть, сюда же можно отнести и стрессируемость животных. Однако, стрессирующими факторами являются не только хищники, переохлаждение, и тому подобные, внешние по отношению к популяции воздействия, но и внутрипопуляционные контакты, такие как территориальные и иерархические отношения и конкуренция за самку у полигамных видов.

Хорошим примером пассивной конкуренции могут служить результаты охоты тигра (рис. 37), если рассматривать их не с точки зрения успешности нападений хищника, а с точки зрения избежания жертвами этих нападений. Кабаны проигрывают изюбрям в межвидовой пассивной конкуренции, но и среди кабанов и среди оленей значительное число особей успевает избежать нападения, хотя время их реакции измеряется долями секунды.

Другим примером пассивной конкуренции и обусловленной ей элиминации может служить эмбриональная смертность, вызванная ухудшением условий существования родителей. На рис. 37 показано уменьшение реальной плодовитости у малого суслика *Citellus pygmeus* и водяной полевки *Arvicola terrestris*. Потенциальная плодовитость оценивается по числу желтых тел яичников, равному числу овулировавших яйцеклеток. Число эмбрионов, имплантированных в матке, показывает реальную плодовитость. Из рисунка видно, что начало эмбрионального развития было успешным лишь для части яйцеклеток. Это означает, что в условиях плохого питания (на что указывают авторы) или стресса возникает обусловленная пассивной конкуренцией по жизнеспособности дифференциальная смертность потомства даже на самых ранних стадиях развития.

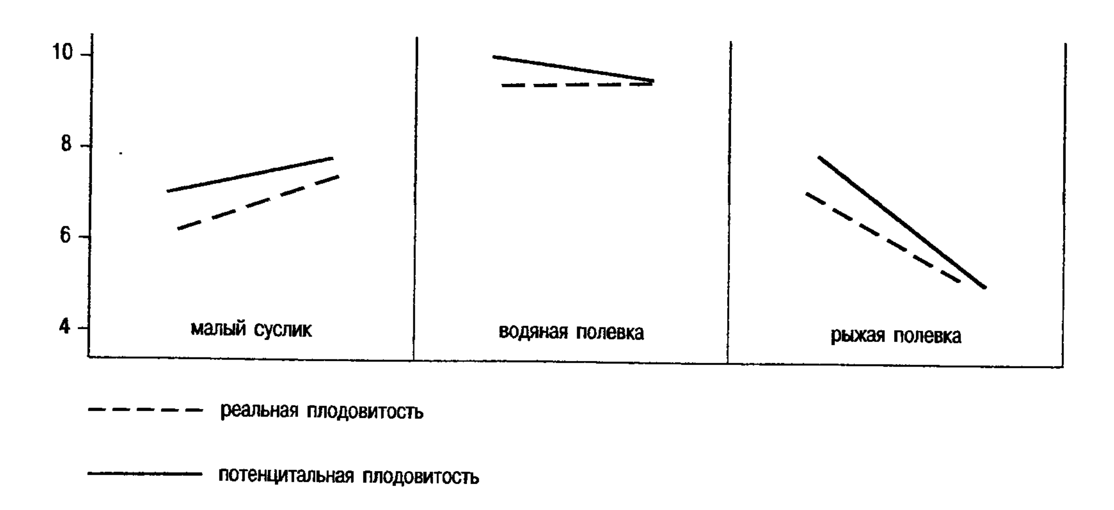



**Рис. 37.** Эмбриональная гибель у грызунов в зависимости от условий обитания (по Артемьеву, 1981)

*Таблица 9*

**Изменение средней высоты стеблей рыжика (в см) в течение вегетационного периода в зависимости от густоты посева (по Сукачеву, 1953)**

| Даты измерений | Площадь питания | | |
|---|---|---|---|
| | 3×3 см | 9×9 см | 30×30 см |
| 29/VI | 8/4±0,11 | 6,5±0,15 | 8,3±0,07 |
| 6/VII | 20,1±0,24 | 16,0±0,34 | 18,3±0,13 |
| 13/VII | 36,0±0,38 | 34,5±0,49 | 34,6±0,13 |
| 20/VII | 47,4±0,43 | 54,3±0,11 | 51,5±0,12 |
| 29/VII | 53,0±0,48 | 70,5±0,42 | 57,6±0,13 |
| 12/VIII | 53,4±0,49 | 77,6±0,42 | 82,0±0,11 |

У растений пассивную конкуренцию выявить трудно, по причине сильного развития модификационной изменчивости, и столь же сильного влияния эксплуатационной конкуренции, усиливающейся по мере роста растений. Косвенное указание на существование пассивной конкуренции дает следующее высказывание В. Н. Сукачева (1953, с. 70): «...сгущение (уплотнение) посева или посадки в начале развития стеблестоя, когда еще нет интенсивной конкуренции, благоприятно влияет на сохранение от гибели особей от случайных причин (поломка ветром, повреждение животными и т. п.). Сгущение вначале также благоприятно влияет на растения тем, что уменьшает воздействие ветра на транспирацию растений, испарение с поверхности почвы,

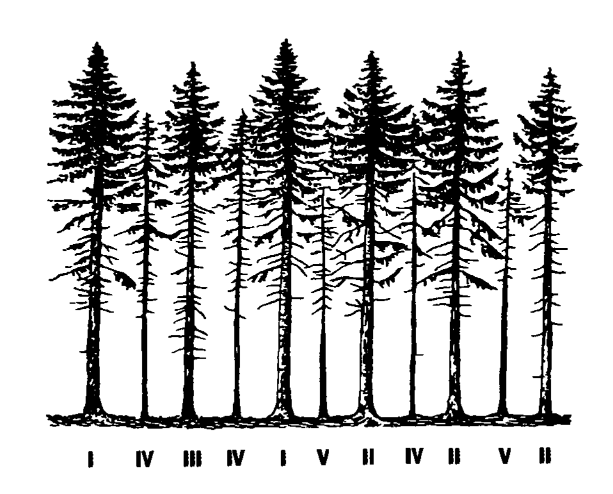



**Рис. 38.** Распределение деревьев в еловом лесу по классам Крафта (по Сукачеву, 1928)

резкую смену температур и т. д. Однако, затем все большее влияние начинает оказывать конкуренция за свет, воду, элементы минерального питания, что сопровождается прогрессирующим отмиранием особей по мере возрастания густоты посева». Эти две фразы крупнейшего отечественного геоботаника очень четко характеризуют специфику конкурентных отношений у растений. При столкновении с неблагоприятными абиотическими условиями и повреждениями со стороны животных должна действовать пассивная конкуренция, обусловленная разнокачественностью молодых растений по прочности стебля, эффективности регуляции транспирации, холодоустойчивости, биосинтезу защитных веществ и т. п. По мере онтогенеза усиливается эксплуатационная конкуренция за жизненные ресурсы. Последнее хорошо иллюстрирует табл. 9 из той же статьи В. Н. Сукачева. По мере загущения развитие растений ухудшается. На рис. 38, вошедшем во многие учебники, изображены результаты конкуренции ели за свет и минеральные ресурсы.

## 3.5. Комплексность экологических взаимодействий

Выше, кратко и с минимальным количеством примеров изложена типизация взаимодействий популяций и составляющих их особей со средой их обитания. Однако, надо учитывать, что все компоненты борьбы за существование одновременно действуют на каждую особь любой популяции. Можно говорить лишь о том, что в каждый момент времени одни факторы ослабляют свое влияние, а другие усиливают его. Например, если силен пресс хищников, или свирепствует эпизоотия, плотность населения популяции уменьшается и, следовательно, ослабевает эксплуатационная и интерференционная конкуренция. В результате, элиминация внешними по отношению к популяции факторами автоматически приводит к естественному отбору не только наиболее конкурентоспособных особей, могущих противостоять неблагоприятным для них внутрипопуляционным отношениям, но и выработке адаптаций, ослабляющих пресс этих отношений. Так возникают межорганизменные корреляции, названные С. А. Северцовым (1951) конгруэнциями, ярко проявляющиеся у высших позвоночных в поведении и ряде морфологических особенностей.

Одним из примеров конгруэнций служит поведенческая иерархия, в том числе и ритуализованное поведение. Вопреки замечанию Ч. Дарвина, волки не грызутся над трупом жертвы. Сначала насыщаются высокоранговые, затем относительно подчиненные члены стаи. При нарушении этого порядка вожаку достаточно зарычать, или продемонстрировать укус, не повреждая даже кожи наказываемого, что вызывает у него демонстрацию подчинения: отворачивание головы, припадание к земле, в крайнем случае, переворачивание на спину.

Бои копытных за самку в норме тоже ритуальные. С. А. Северцов назвал их рога «турнирным оружием». Действительно, ветвистые рога оленей устроены так, что, сталкиваясь ими, противники не могут нанести друг другу ран. Острые рога многих антилоп, наиболее ярко выраженные у рода *Orix*, являются эффективным оружием при защите от хищника, но никогда не употребляются во внутривидовых контактах. Антилопы бодаются лбами. У баранов, козлов, овцебыков, многих антилоп, у Bovidae рога устроены так, что обычно защищают голову самца от ударов, или, так же как у оленей, удар наносится в рога.

Наиболее важным проявлением конгруэнций является забота родителей о потомстве. Энергетические затраты родителей на выращивание потомства, их репродуктивное усилие ослабляет приспособленность самки обычно сильнее чем самца, хотя у тех видов, у которых о потомстве заботится только самец, оно распределяется более равномерно. Однако, эти энергетические затраты окупаются большей надежностью поддержания численности популяции. Поэтому К. М. Завадский (1968) отнес конгруэнции к комплексу «видовых адаптаций» — адаптаций полезных не отдельной особи, а группе (популяции) или виду в целом. Вышеприведенный пример возрастной смертности серой вороны показывает, насколько выживаемость потомства зависит от эффективности заботы родителей.

Другим аспектом комплексного влияния среды на каждую особь популяции является так называемый эффект trade off. Если ресурсы организма, в первую очередь энергетические, ограничены, а какой-либо фактор среды, например, борьба за территорию, или затраты на поддержание температуры тела при похолодании, или репродуктивное усилие требует увеличения затрат, организм вынужден расходовать ресурсы на этот наиболее сильный вредоносный фактор, сокращая затраты на все остальные свои нужды. В результате элиминация будет усиливаться не только под давлением наиболее сильного средового воздействия, но и под давлением всех остальных факторов среды. Впервые на этот эффект обратил внимание Дж. Холден (Haldane, 1956). Ф. Н. Семевский (Семевский, Семенов, 1982) проанализировал это явление для нестационарных сред. В литературе по экофизиологии эффект получил название trade off. Например, у мышевидных грызунов в период размножения снижается иммунитет. У многих видов птиц, в основном у мелких воробьиных, показана обратная зависимость между репродуктивным усилием и остаточной репродуктивной ценностью. Энергетические затраты родителей в гнездовой период, складывающиеся из охраны гнездового участка, постройки гнезда, собственно размножения (оплодотворения и откладывания яиц), насиживания и выкармливания птенцов, снижает приспособленность в послегнездовой период, связанный с затратами энергии на линьку и осеннюю миграцию, и могут отрицательно сказаться на успехе размножения в следующем году.

## 3.7. Динамика численности

Дифференциальная смертность и дифференциальное размножение изменяются по времени, так как численность и плотность населения популяций в природе не постоянны. Для коротко живущих видов: насекомых, многих паукообразных, многих видов микромаммалий характерны сезонные колебания численности; не только общей численности, но и численности репродуктивной части популяции. Кроме того, большинство видов испытывают более длительные, периодические, квазисинусоидальные колебания численности. В самой общей форме численность любой популяции определяется двумя параметрами: рождаемостью и смертностью за единицу времени. Если рождаемость превышает смертность, численность увеличивается, если смертность выше рождаемости — численность уменьшается.

Как показал С. А. Северцов (1941), плодовитость любого вида животных является таким же стабильным признаком, как морфологические особенности, служащие таксономическими признаками этого вида. В ходе предшествующей эволюции плодовитость отрегулирована таким образом, чтобы, перекрывая возрастную и случайную смертность, обеспечивать теоретически неограниченный экспоненциальный рост численности. Однако, на самом деле, такой рост невозможен. В эксперименте динамика численности популяций обычно описывается логистической кривой (рис. 39). Дело в том, что повышение плотности населения приводит к исчерпанию ресурсов и рост численности прекращается. Популяция стабилизируется на уровне, при котором рождаемость уравновешивается смертностью.

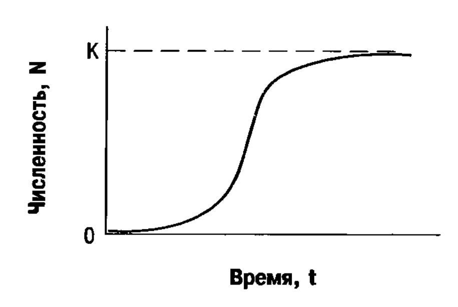



**Рис. 39.** Логистическая модель роста популяции (из Шилова, 1997)

В природе такой стабилизации не наблюдается, и за подъемом численности всегда следует ее снижение. По сути дела, и плато, на которое выходит численность популяции в экспериментальных условиях, и спад численности естественных популяций, означают сопротивление среды, то есть ограниченную емкость реализованной экологической ниши.

Темпы подъема и спада численности определяются рождаемостью, в конечном счете плодовитостью и долговечностью особей данного вида (Северцов, 1941). У млекопитающих и птиц существует непрерывный континуум характеристик динамики численности. Из разработанного С. А. Северцовым континуума Н. П. Наумов (1953) выделил три основных типа (рис. 40). Примером первого типа в его крайнем выражении могут служить человекообразные обезьяны. У орангутанов, горилл и шимпанзе,

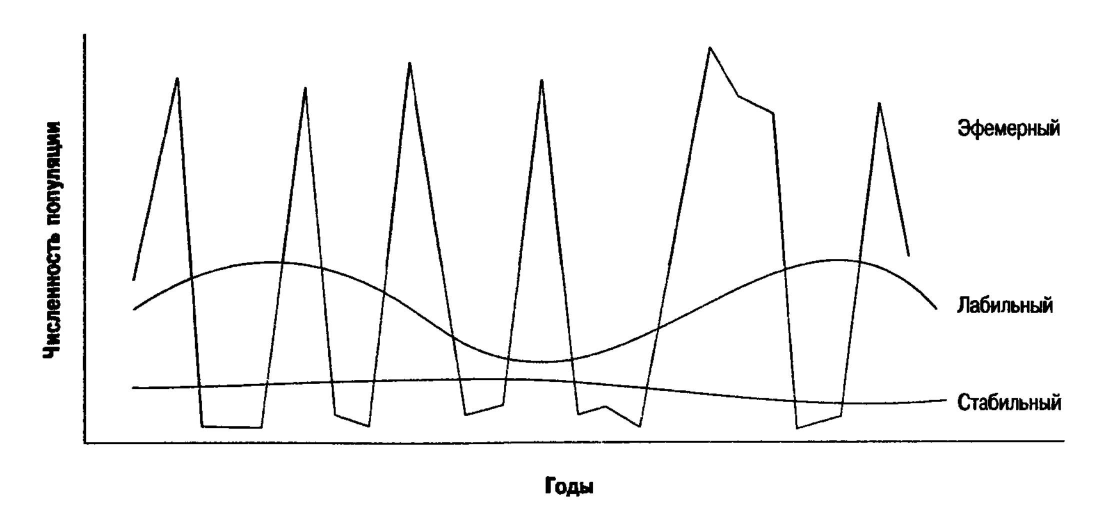



**Рис. 40.** Типы динамики численности по С. А. Северцову (из Наумова, 1954)

при продолжительности жизни в природе около 30—40 лет и очень развитой заботе о потомстве, самка рождает детеныша в среднем 1 раз в 5 лет. У слонов плодовитость выше — 1 детеныш раз в 3 года, у африканского льва — 2 детеныша в год, у бурого медведя — 1, редко 2 детеныша в год.

Динамика второго типа свойственна крупным копытным, волкам и многим другим видам. У европейского зубра *Bison bonansus* при продолжительности жизни около 40 лет и начале размножения в 4—5-летнем возрасте, самки приносят в год по 1 теленку, но смертность в популяциях зубров, оленей, волков выше, чем у видов I типа.

Третий тип динамики численности свойственен быстро размножающимся мелким животным. Например, у обыкновенной белки *Sciurus vulgaris* продолжительность жизни в природе не превышает 2 лет. В год белка приносит 1—2 помета, в которых бывает от 4 до 12 бельчат, обычно 5—6. Обыкновенная полевка *Microtus arvalis* начинает размножаться в возрасте 2-х месяцев, когда молодые самки еще питаются молоком матери. В год самка приносит 4—6 пометов по 4—8, до 12 детенышей.

И. А. Шилов (1997) отметил, что эти три типа динамики численности животных хорошо соотносятся с выделенными Л. Г. Раменским в 1938 г. типами стратегий размножения у растений. Виолентный (violentia — усселение) тип видов обладает высокой конкурентоспособностью, высокой устойчивостью к неблагоприятным воздействиям и способностью быстро заселять пространство. Патиентные виды (patientia — выносливость) — способны осваивать места обитания, недоступные для многих других. Виды эксплоренты (explere — наполнять) быстро размножаются, слабо

способны к конкуренции, но быстро заселяют нарушенные местообитания, такие как вырубки, гари или отвалы горных разработок. Этим трем типам Раменского практически точно соответствует экологическая шкала растений, разработанная Д. Граймом (J. Grime, 1979), выделевшим конкурентную, стресс-толерантную и рудеральную стратегии. Мак-Артур и Уилсон (R. Mac-Arthur, E. Wilson, 1967) обратили внимание только на два крайних варианта континуума рождаемость—смертность, назвав их $r$- и $K$-стратегиями отбора. Обозначения взяты из наиболее распространенного уравнения динамики численности животных:

$$\frac{dN}{dt} = r_{max} N\left(\frac{K-N}{K}\right),$$

где $r$ — плодовитость, $K$ — максимальная численность населения в данных условиях, $N$ — реальная численность, $t$ — время.

Поскольку плодовитость и долговечность, то есть устойчивость к факторам среды, представляют собой результат эволюции, вслед за этими авторами можно говорить о $r$- и $K$-стратегиях отбора, учитывая, что с экологических позиций это стратегии размножения.

Не касаясь сложных, вероятно видоспецифичных, но в общей форме еще не сформулированных причин подъемов и спадов численности, следует обратить внимание на их генетические последствия. С. С. Четвериков (1905, 1915) был, по-видимому, первым биологом, предположившим, что колебания численности накладывают свой отпечаток на действие естественного отбора. Супруги Форд (Ford H. D., Ford E. B., 1930), проследив подъем и спад численности изолированной популяции бабочки *Melitea aurinia,* отметили, что спад численности был обусловлен размножением паразитоидов-наездников, последовавшим за подъемом численности бабочки — их жертвы. Было показано, что на пике численности изменчивость бабочек была гораздо выше, чем при низкой численности. Однако, типичная форма, преобладавшая в популяции после спада численности, отличалась от типичной формы, преобладавшей до ее подъема. Это исследование явилось, по-видимому, первой работой по плотностно-зависимому отбору и, одновременно, первым исследованием динамики генофонда в связи с динамикой численности. Действительно, подъем численности означает улучшение экологических условий. Поэтому, при подъеме численности может реализоваться большее разнообразие генотипов. При спаде численности сохраняются только те варианты генотипов, которые соответствуют ухудшившимся экологическим условиям. Д. Читти (D. Chitti, 1964, цит. по 1970) предположил, что у микромаммалий во время депрессии и в начале подъема численности отбор благоприятствует генотипам, определяющим высокую плодовитость и низкий уровень агрессивности. На пике численности и в начале ее снижения преимущество имеют, напротив, агрессивные и стресс-устойчивые генетические варианты. Эта гипотеза согласуется с целым рядом наблюдений и в лабораторных, и в естественных

популяциях. Действительно, у ряда видов при низкой плотности плодовитость увеличивается, а при высокой — снижается, вплоть до блокирования эстральных циклов у самок. На пике численности усиливается стрессированность зверьков и их агрессивность. Однако, доказать эффективность отбора соответствующих генотипов очень трудно. Коэффициенты наследуемости подобных признаков обычно меньше $h_g^2=0,5$, а соответствующая плотность населения сама по себе вызывает и агрессию, и изменения плодовитости в пределах нормы реакции.

* * *

Из рассмотрения экологических основ эволюции следует, что популяция, группа гетерозиготных организмов, принадлежащих к одному виду, является элементарной единицей эволюции. Несмотря на всю сложность, а часто и условность выделения такой единицы в природе, можно утверждать, что совокупность, способная поддерживать свою численность в чреде поколений, способна и к адаптивным изменениям под действиям естественного отбора. Существование не бипарентальных видов, размножающихся апомиксисом, партеногенезом или бесполым путем не противоречит этому, так как все линии и клоны в каждом поколении генетически отличны друг от друга и, следовательно, их совокупность генетически гетерогенна.

Дифференциальность воспроизведения обусловлена тем, что реакция каждой особи специфична даже в ответ на факторы, общие для всей популяции. Однако, чем более сходны между собой организмы, тем большее значение имеют их индивидуальные особенности, определяющие их успех или неуспех в борьбе за существование. Более приспособленные оставляют потомство. Менее приспособленные гибнут или устраняются от размножения. Таким образом, борьба за существование в широком, как выразился Ч. Дарвин «метафорическом» понимании этого термина, то есть вся совокупность экологических взаимодействий каждого организма с окружающей средой является причиной естественного отбора. В стабильных условиях среды отбор поддерживает уже сложившуюся структуру адаптаций особей данного вида и их популяций, как более или менее целостных и устойчивых гомеостатических систем. Только сильные флуктуации условий существования или направленные их изменения могут привести к формированию новых адаптаций. Уже сформировавшиеся адаптации препятствуют прогрессивной эволюции до тех пор, пока они способствуют выживанию организмов. Комплексность действия факторов среды, и целостность организма, обуславливающая эффект trade off, приводит к тому, что при направленных и достаточно длительных изменениях условий существования перестраиваются не отдельные адаптивные признаки, а, по сути дела, вся организация особи и структура популяции.

Раздел II

# МИКРОЭВОЛЮЦИЯ

**Термином микроэволюция обозначают процесс адаптивных преобразований популяций под действием естественного отбора. Этот процесс приводит к дифференциации (дивергенции) популяций внутри вида и, в конечном итоге, к возникновению новых видов — видообразованию.** Из сказанного следует, что основным содержанием рассмотрения процесса микроэволюции является обсуждение механизма действия и форм естественного отбора и репродуктивной изоляции. Естественный отбор — основной движущий фактор эволюции, ответственен за формирование новых, отсутствовавших у предков адаптаций, сохранение, вопреки мутационному процессу, признаков, не утративших своего адаптивного значения, и, тем самым, за адаптивные изменения генотипов особей, процессов их онтогенеза и генофондов популяций. Репродуктивная изоляция, или просто изоляция, обеспечивает своеобразие генофондов популяций, меняющихся под действием отбора, и, тем самым, дивергенцию этих популяций.

Чарльз Дарвин обосновывал значение естественного отбора, как движущего фактора эволюции, аналогичным действием искусственного отбора, то есть отбора, производимого человеком. С древнейших времен, с конца мезолита — начала неолита (9—8 тысяч лет назад), когда человечество в ходе первой хозяйственной революции постепенно перешло от присвоения продуктов природы, от охоты и собирательства, к их производству — земледелию и скотоводству, искусственный отбор служил, и служит сейчас, важнейшим инструментом создания новых сортов культурных растений и пород домашних животных. Дарвин использовал этот гигантский эксперимент, поставленный человечеством, потому, что в его время не было прямых доказательств существования естественного отбора и, тем более, доказательств его эффективности. Первое подтверждение

дифференциальной смертности и дифференциального выживания в природе появилось только в 1876 г. — это дифференциальная смертность крабов *Carcinus maenas* в гавани Плимута.

Традиционно, глава, посвященная искусственному отбору, входит практически во все учебники теории эволюции. Однако, с момента первого издания «Происхождения видов...» прошло без малого полтора века. За это время искусственный отбор стал частью арсенала методов специальной науки — селекции, занимающейся созданием и совершенствованием пород животных, сортов растений, штаммов и форм грибов и микроорганизмов. Экспериментальное изучение отбора на модельных объектах, продолжает развиваться с момента возникновения генетики (1900 г.). На различных объектах, от вирусов до дрозофилы и млекопитающих, десятки исследователей изучали влияние отбора на генетическую изменчивость и признаки фенотипа. Эти бесчисленные эксперименты тоже можно считать искусственным отбором, ведь его производит человек. Поэтому в настоящее время отпала необходимость в учебнике теории эволюции излагать искусственный отбор в дарвиновском ключе интерпретации этого процесса: обсуждать бессознательный отбор, действовавший в основном до разработки методов научной селекции, доказывать, что большая часть признаков домашних животных и культурных растений полезны не им самим, а людям, излагать основные приемы научной селекции и факторы, влияющие на ее эффективность. Однако, целый ряд особенностей действия отбора, в первую очередь, его генетические эффекты, гораздо полнее и точнее выявляются путем экспериментального изучения. Поэтому анализ механизма действия отбора начат здесь с описания экспериментальных данных и математических моделей.

Материалом и для искусственного и для естественного отбора служит генетическая изменчивость, которая, как показано в гл. 1, складывается из мутационной изменчивости и комбинативной изменчивости. У прокариот с их гаплоидным и относительно небольшим геномом (порядка $4 \cdot 10^6$ п. н.) каждая мутация так или иначе проявляется в фенотипе, а элиминация неблагоприятных мутантов компенсируется колоссальными темпами размножения. При скорости деления клеток каждые 22 мин за 11 ч численность потомства одной клетки могла бы достичь 11 млрд. У эукариот отбор эффективен только в группах гетерозиготных организмов. Гомозиготы могут служить материалом для отбора только тогда, когда кроме них в популяции присутствуют и гетерозиготы отбираемых аллелей. В чистых линиях, в отсутствие гетерозиготности по отбираемым признакам отбор не эффективен.

Исторически сложились два крайних направления изучения процесса микроэволюции. Целью одного из них является строгое, в пределе математическое описание этого процесса. Это направление берет свое начало

от основателей популяционной генетики Четверикова, Фишера, Холдена и Райта. Исследования в этом направлении ведутся, главным образом, на основе модельных лабораторных экспериментов и математических моделей. Недостатком его является то, что в силу поливариантности биологических процессов, когда параметры условий среды в следующий момент времени становятся переменными, а переменные — параметрами, даже очень хорошая модель оказывается неадекватной. Например, обычно абиотические факторы среды служат фоном жизни популяции, а ведущее значение для дифференциального выживания и дифференциального размножения имеют внутрипопуляционные взаимодействия. Однако, резкие флуктуации погоды сами могут стать элиминирующим фактором, а в малочисленной разреженной популяции внутривидовые отношения окажутся основным параметром ее сохранения. Так, по наблюдениям С. О. Ондара (2000) на юго-западе республики Тыва (Убсу-Нурская котловина) сильная засуха 1989 г. привела к резкому падению численности даурской пищухи (*Ochotona daurica*). В 1988 г. было учтено 376 взрослых пищух и 628 сеголеток. В 1989 г. — 215 взрослых и 270 сеголеток. В ковыльной степи пищухи вымерли полностью. Они сохранились только в зарослях караганы и на участках полынной степи. Понятно, что воспроизводство популяции, при снижении плотности населения на 43 % было обеспечено устойчивостью внутрипопуляционных связей.

Другим недостатком этого подхода является упрощение. Изменения генофонда в большинстве моделей рассматриваются как изменения концентраций пары аллелей без учета генных взаимодействий, эпигенетических эффектов, а также сложности видоспецифических связей организмов с окружающей средой. Э. Майр (1968) назвал такой подход генетикой мешка с бобами.

Второе направление стремится выяснить, как микроэволюционные процессы протекают в природе, в естественных популяциях. Недостатком этого направления является то, что об этих процессах исследователь судит, как правило, a posteriori, по результатам. Основная трудность изучения естественного отбора состоит в том, что с приспособленным организмом ничего не происходит: он получает достаточно пищи, не болеет, избегает нападения хищников, не страдает от конкуренции, а поэтому выживает и оставляет потомство, то есть подвергается естественному отбору. К тому же, в природе очень затруднена оценка генетической компоненты изменчивости. Затруднено и изучение влияния элиминации, в том числе и из-за поливариантности экологических процессов.

Два указанных крайних варианта изучения микроэволюции не противоречат, а взаимно дополняют друг друга. Намечается и постепенное их сближение. Методы генетики количественных признаков все шире применяются в полевых исследованиях, а в экспериментах внедряется представление

о сложности явления приспособленности. В частности, широко применяется анализ компонент приспособленности: плодовитости, выживаемости по стадиям онтогенеза, конкурентоспособности и т. п. анализируемых генетических вариантов. Аналогично, в природе, особенно при изучении насекомых, широко используют таблицы выживания (life tables), с помощью которых прослеживают смертность по стадиям онтогенеза и, насколько это удается выяснить, причины смертности. По сути дела, таблицы выживания представляют собой метод анализа компонент приспособленности в естественных популяциях.

## Глава 4

# Искусственный отбор

## 4.1. Математическое описание отбора

Попытки математического описания процесса отбора и ряда связанных с ним явлений предпринимались с начала 30-х годов XX в. Основой для математического подхода, начиная с классических работ Р. Фишера, Д. Холдейна и С. Райта, служили эксперименты по искусственному отбору, главным образом на дрозофиле, реже на растениях и млекопитающих, а также математический анализ динамики численности популяций, начатый Перлем, Вольтеррой и Лоткой.

Чтобы дать количественное описание отбора, необходимо ввести его количественную меру. Подобной мерой может служить изменение численности отбираемого генотипа или фенотипа. Если численность данного фенотипа растет, он более приспособлен, если падает — отбор идет против него. Это относится и к искусственному и к естественному отбору. Рассмотрим популяцию, состоящую из двух фенотипических вариантов (табл. 10, объяснения в тексте).

*Таблица 10*

| Популяции | I | | | II | | | III | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Фенотипы | 1 | 2 | сумма | 1 | 2 | сумма | 1 | 2 | сумма |
| Численность в 1-м поколении | N1=100 | N2=100 | N=200 | N1=100 | N2=100 | N=200 | N1=100 | N2=100 | N=200 |
| Численность во 2-м поколении | N1′=190 | N2′=10 | N′=200 | N1′=190 | N2′=200 | N′=390 | N1′=19 | N2′=10 | N′=29 |

В качестве меры приспособленности V используем соотношение численности варианта в двух последовательных поколениях. Тогда:

$$V_1 = \frac{N_1'}{N_1}, V_2 = \frac{N_2'}{N_2'} \dots V_2 = \frac{N_i'}{N_i}$$

Эта мера называется абсолютной приспособленностью.

Для первых вариантов популяций I и II в табл. 10 абсолютная приспособленность одинакова $V_{1,1} = V_{1,2} = 1,9$. Однако, в I популяции общая численность осталась неизменной, а во II — увеличилась. В I популяции чис-

ленность 2-го фенотипа снижалась, а во II — росла, даже сильнее 1-го. Абсолютная приспособленность как мера выживания не позволяет анализировать приспособленность одного фенотипа относительно другого. Чтобы ее оценить, введен показатель относительной приспособленности $W$.

$$W_1 = \frac{N_i' N}{N_i N'}$$

Поскольку $\frac{N_1'}{N}$ представляет собой частоту I класса особей, относительную приспособленность можно выразить как $W_i = \frac{q_i'}{q_i}$

Иными словами, относительная приспособленность представляет собой отношение частот особей данного варианта в двух последовательных поколениях. В I и II популяциях относительная приспособленность вариантов составляет соответственно: $W_{1,1} = 1{,}9$; $W_{1,2} = 0{,}97$.

Недостатком показателя относительной приспособленности является то, что он не учитывает изменения общей численности популяции. Так в I популяции численность первого варианта увеличилась, а в III уменьшилась, однако $W_{1,1} = W_{1,3} = 1{,}9$. Высокое значение относительной приспособленности можно получить даже при вымирании популяции, как в популяции III.

Полное описание процесса отбора должно включать и уравнения изменения численности популяции, и уравнения изменения частот фенотипов (или генотипов) внутри нее. Однако, поскольку численность популяций в природе обычно испытывает периодические колебания и может быть охарактеризована ее средним уровнем, а в экспериментальных и производственных условиях численность можно считать постоянной, относительная приспособленность служит наиболее часто употребляемой характеристикой отбора. Величина относительной приспособленности изменяется от нуля до бесконечности. Столь широкий диапазон неудобен. Поэтому показатель относительной приспособленности нормируют: относительную приспособленность каждого фенотипа (или генотипа) оценивают относительно варианта, имеющего в данной популяции наибольшую относительную приспособленность. Нормированная относительная приспособленность называется адаптивной ценностью и обычно обозначается $w$.

Поскольку $W_{max} = \frac{\bar{W}_{max}}{W_{max}} = 1$ и $W_i < W_{max}$ адаптивная ценность $i$ варианта $w_i = \frac{W_i}{W_{max}} < 1$

Таким образом, адаптивная ценность принимает значения в диапазоне от 0 до 1.

Разница между $w_{max}$ и $w_i$ называется коэффициентом отбора и обозначается $S_i$, $S_i = 1 - w_i$ или:

$$S_i = \frac{N_i N'_{max} \quad N'_i N_{max}}{N_i N'_{max}}$$

где $N_i$ и $N'_i$ — численности $i$ варианта генотипа в двух последовательных поколениях, а $N_{max}$ и $N'_{max}$ — численности наиболее многочисленного варианта в двух поколениях.

Коэффициент отбора показывает, насколько приспособленность особей данного фенотипа (или генотипа) ниже приспособленности наилучшего варианта, присутствующего в популяции. Понятие коэффициента отбора было введено Райтом, в литературе последних лет оно употребляется редко.

Коэффициент отбора позволяет вычислить изменения концентрации аллелей под действием отбора. Рассмотрим случай отбора против рецессивного аллеля, выразив его приспособленность через $1 - S$. Такая трактовка, при которой отбор приравнивается, по сути дела, к элиминации, характерна для селекционных экспериментов на дрозофиле: методически удобно прослеживать убыль мух, маркированных той или иной мутацией, при их совместном содержании с диким типом или какой-либо более приспособленной линией. Следует помнить, что это лишь методический прием (табл. 11, объяснения в тексте). На самом деле отбор — это переживание более приспособленных:

*Таблица 11*

| AA | Aa | aa | генотипы |
|---|---|---|---|
| 1 | 1 | $1-S$ | приспособленность |
| $p^2$ | $2pq$ | $q^2$ | частота до отбора |
| $\frac{p^2}{1-q^2S}$ | $\frac{2pq}{1-q^2S}$ | $\frac{q^q(1-S)}{1-q^2S}$ | частота после отбора |

Частота гена A в следующем поколении составит

$$p' = \frac{p^2 + pq}{1-q^2S}, \text{ а ее изменение } \Delta p = p' - p = \frac{p^2 + pq - p + pq^2S}{1-q^2S}.$$

Поскольку $q = 1 - p$, упростив выражение, получим

$$\Delta p = \frac{pS(1-p)^2}{1-S+2pS-p^2S}$$

Вопрос о том, в какой степени показатели абсолютной и относительной приспособленности характеризуют динамику эволюционных изменений популяций, постоянно обсуждается в литературе. Дело в том, что изменения численностей и (или) частот в двух смежных поколениях недостаточны

для характеристики направления эволюции популяции прежде всего потому, что сильно зависят и от случайных факторов, и от того, в какой фазе колебаний численности находится рассматриваемая популяция. Поэтому в качестве характеристики приспособленности предлагали использовать просто численность $N_i$ или для средней приспособленности $\bar{N}$ за ряд поколений. Действительно, численность в данный момент времени можно считать итогом ее изменений за много предшествующих поколений. Однако, такой подход, нашедший применение в теории макроэволюции для микроэволюционных исследований малоудобен, так как, позволяя констатировать состояние популяции, не позволяет вскрыть причины наблюдаемой картины и (или) динамику происходящих изменений.

Другой важный момент связан с различением срочной (краткосрочной) и долговременной приспособленности, то есть средней приспособленности за ряд поколений. Попытки ввести понятие «долгосрочная приспособленность» обусловлены тем, что оценки относительной приспособленности, проводимые по изменению частот за поколение, не дают возможности ни выявить направление отбора в ряду поколений, ни сопоставить приспособленность разных вариантов или разных компонентов популяции, приспособленных к различным микроусловиям. Например, как сравнить приспособленность «теневых» и «световых» модификаций у растений или приспособленность головастиков и взрослых лягушек? Очевидно, если оценить долгосрочную приспособленность всей популяции за ряд поколений, вопрос об относительной приспособленности головастиков и лягушек отпадет. Однако, идея различения срочной и долгосрочной приспособленности не встречает широкой поддержки, так как использование последней не позволяет, как уже сказано, проследить динамику изменений внутри популяции. Особенно сложны для описания любые циклические изменения частот генов (или признаков), происходящие под действием отбора.

Рассмотрим действие отбора на популяцию, отвечающую всем условиям уравнения Харди-Вайнберга, за исключением одного: приспособленности разных генотипов различны. Предположим, также, что отбор и размножение разнесены во времени, скажем, отбираются неполовозрелые особи (табл. 12, объяснения в тексте). Тогда, если частоты генов до отбора равны $p$ и $q$, частоты генотипов, возникающих из гамет А и а, и их приспособленности соответствуют:

*Таблица 12*

| АА | Аа | аа | генотипы |
|---|---|---|---|
| $p^2$ | $2pq$ | $q^2$ | частоты до отбора |
| $W_1$ | $W_2$ | $W_3$ | приспособленность |

Средняя приспособленность популяции до отбора составит:

$$\bar{W} = p^2W_1 + 2pqW_2 + q^2W$$

Вклады прошедших отбор генотипов в следующее поколение будут, следовательно, $p^2W_1$, $2pqW_2$, $q^2W_3$.

Это уже не частоты генотипов: их сумма равна не 1, а . Чтобы получить частоты генов после отбора, следует вышеприведенные выражения разделить на $\bar{W}$ (табл. 13, объяснения в тексте).

*Таблица 13*

| AA | Aa | aa | генотип |
|---|---|---|---|
| $p^2$ | $2pq$ | $q^2$ | частоты до отбора |
| $W_1$ | $W_2$ | $W_3$ | приспособленность |
| $\frac{p^2W_1}{\bar{W}}$ | $\frac{2pqW_2}{\bar{W}}$ | $\frac{q^2W_3}{\bar{W}}$ | частоты после отбора |

Частоты в следующем поколении $p' = \frac{p_2W_1}{\bar{W}} + \frac{pqW_2}{\bar{W}} = \frac{p(pW_1 + qW_2)}{\bar{W}}$, а изменение частоты за поколение $\Delta p = p' - p = \frac{p(pW_1 + qW_2 - \bar{W})}{\bar{W}}$

Заменив в числителе $\bar{W}$ на его значение, получим:

$$\Delta p = \frac{p\left[pW_1 + qW_2 - p\left(pW_1 + qW_2\right) - q\left(qW_2 - qW_3\right)\right]}{\bar{W}}$$

Учитывая, что $q = 1 - p$, и вынеся общие члены за скобки, получим:

$$\Delta p = \frac{pq\left[p(W_1 - W_2) + q(W_2 - W_3)\right]}{\bar{W}}$$

Таким образом, скорость изменения концентрации данного аллеля зависит от $pq$, $\frac{1}{\bar{W}}$ и $\left[p(W_1 - W_2) + q(W_2 - W_3)\right]$. Поскольку максимум произведения $pq$ достигается при $p = 0{,}5$, а при $p$, равном 0 или 1, $pq$ равно 0, максимальная скорость изменения частот аллелей всегда лежит в пределах от 0 до 1, причем по мере приближения к крайним значениям скорость изменения частот снижается. Рассмотрим, каков будет окончательный результат отбора. Для этого приравняем $\Delta p$ к 0 и решим уравнение:

$$\frac{pq\left[p(W_1 - W_2) + q(W_2 - W_3)\right]}{\bar{W}} = 0$$

, т.е предположим, что отбор уже прошел и концентрация аллеля не меняется. Решений может быть три: $p^* = 0$; $p^* = 1$ ($q = 0$) и $p^* = \frac{W_3 - W_2}{W_1 + W_3 - 2W_2}$

Два первых решения соответствуют полному вытеснению одного аллеля другим, их принято называть тривиальными. Третье, не тривиальное, решение существует при следующих условиях: $0 < p < 1$, это значит, что $W_3 - W_2 > 0$, $W_1 + W_3 - 2W_2 > 0$, $W_1 + W_3 - 2W_2 > W_3 - W_2$ (эти условия выполняются при $W_3 > W_2$ и $W_1 > W_2$); или $W_3 - W_2 < 0$, $W_1 + W_3 - W_2 < 0$, $W_1 + W_3 - 2W_2 < W_3 - W_2$ (эти условия выполняются при $W_3 < W_2$ и $W_2 > W_1$).

Таким образом, нетривиальное решение возможно лишь в тех случаях, когда приспособленность гетерозиготы либо выше приспособленности обеих гомозигот, либо ниже их. При равенстве приспособленностей гомозигот и гетерозиготы нетривиального решения не существует.

Математически строгий анализ динамики генных частот в череде последовательных поколений требует громоздких вычислений. Однако существует и более простой, графический способ, который позволяет пошагово, от поколения к поколению, проследить изменение частоты данного аллеля в популяции при заданных значениях относительной приспособленности генотипов $W_i$. В основе этого метода лежит построение так называемой диаграммы, или лестницы Ламерея (рис. 41, а—г). Для этого в координатах ($p'$,$p$) следует построить график функции $p' = \mathrm{f}(p)$, которая определяет связь частоты аллеля $A$ в двух последовательных поколениях, предыдущем ($p$) и последующем ($p'$). Иными словами, можно задать любую произвольную частоту аллеля $A$ в некотором поколении $n$ ($p = p_n$) и затем, с помощью графика этой функции, определить, какова будет его частота в последующем поколении $n + 1$($p' = p_{n+1}$). Функция $p' = f(p)$, в свою очередь, задается приведенным выше уравнением (1), в которое в качестве параметров входят значения относительной приспособленности генотипов $W_i$, поэтому вид функции может зависеть от соотношения относительной приспособленности разных генотипов, ее связью с частотой генов и т. д.

Рассмотрим процедуру построения диаграммы Ламерея для случая, когда относительные приспособленности генотипов *АА*, *Аа* и *аа* соотносятся как $W_1 > W_2 > W_3$ (рис. 41, а). В координатах ($p'$,$p$) в этом случае график функции $p' = f(p)$ будет выглядеть так, как указано на рисунке. Затем, на этом же графике построим прямую $p = p'$. Заметим, что, поскольку частота аллеля может изменяться в пределах от 0 до 1, эта прямая представляет собой диагональ квадрата со стороной, равной 1. Начнем пошаговый анализ с любой произвольно взятой частоты $p_n$ в поколении $n$ (точка 1). В следующем поколении, в соответствии с заданной функцией, частота аллеля $A$ станет $p' = p_{n+1}$ (точка 2). Далее, чтобы определить частоту аллеля в следу-

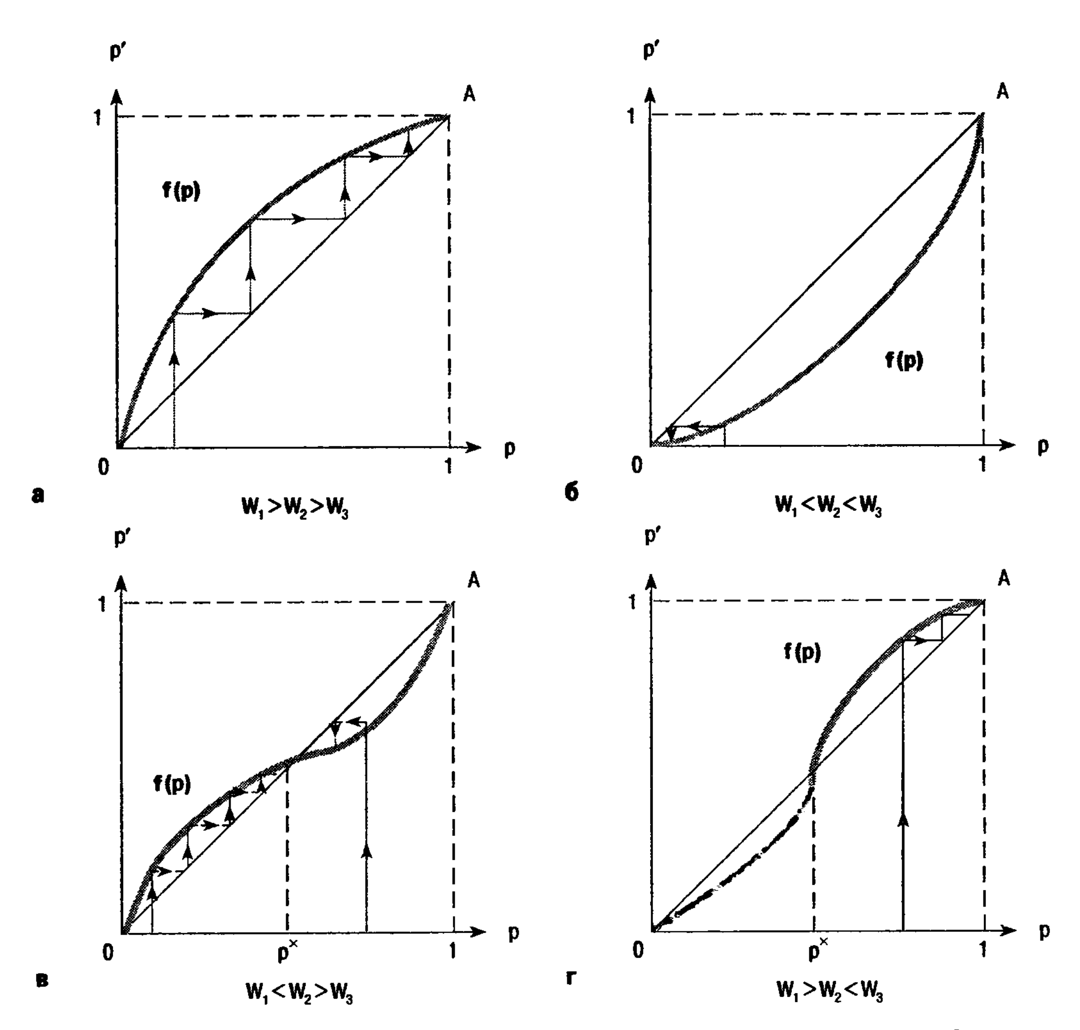



**Рис. 41.** Зависимость $p' = f(p)$ для различных соотношений приспособленностей генотипов (по Свирежеву, Пасекову, 1982)

ющем поколении $n+2$, мы должны рассматривать поколение $n+1$ уже как предыдущее, в котором частота аллеля равна $p_{n+1}$. Для этого следует отложить эту частоту по оси p и с помощью функции $p' = f(p)$, как и на предыдущем шаге, определить частоту аллеля в последующем поколении $n+2$. Эта задача облегчается тем, что на графике уже построена прямая $p = p'$, причем у каждой точки этой прямой абсцисса равна ординате. Тогда, чтобы отложить частоту $p_{n+1}$ по оси p, из точки 2 с координатами ($p_n$; $p_{n+1}$) следует провести прямую, параллельную оси p до пересечения с прямой $p = p'$. Точка

пересечения (точка 3), очевидно, будет иметь координаты ($p_{n+1}$; $p_{n+1}$). Далее, по аналогии с первым шагом, можно определить частоту аллеля в последующем поколении $n+2$, исходя из его частоты в предыдущем поколении $n+1$. Для этого находим значение функции $p'=f(p)$ для $p=p_{n+1}$, восстановив перпендикуляр из точки 3 до пересечения с линией функции в точке 4 с координатами ($p_{n+1}$; $p_{n+2}$). Эту пошаговую процедуру следует продолжать до тех пор, пока длина перпендикуляров не сократится до некоторой предельной точки. Очевидно, что она должна лежать на прямой $p=p'$, что означает отсутствие сдвига частот в последовательных поколениях. В случае, рассмотренном на рисунке 41, а, эта точка соответствует частоте аллеля $p=1$, т. е. если относительные приспособленности генотипов соотносятся как $W_1>W_2>W_3$, устойчивое равновесие достигается при полном замещении аллеля $a$ аллелем $A$. На рисунках 41, б—г представлены случаи с иным соотношением относительных приспособленностей генотипов. Следует обратить внимание, что на рисунке 41 в равновесие является устойчивым, поскольку независимо от точки, с которой начато построение диаграммы Ламерея, т. е. независимо от начальной частоты аллеля, в конечном итоге она становится равной $\bar{p}$. Напротив, на рис. 41, г представлен случай неустойчивого равновесия, когда происходит неизбежное вытеснение того или иного аллеля из популяции ($p'=1$ или $p'=0$) в зависимости от того, больше или меньше была его исходная частота при сравнении с равновесной ($\bar{p}$). При этом, если исходная частота аллеля была равна $\bar{p}$, она остается неизменной, однако достаточно сколь угодно малого ее сдвига, чтобы началось постепенное необратимое вытеснение одного из аллелей.

С помощью диаграмм Ламерея можно на качественном уровне анализировать и более сложные функции частот генов или численности особей в популяции, выявляя колебательные, хаотические и прочие типы популяционной динамики.

Рассмотрим изменение под действием отбора средней приспособленности популяции за поколение. Для этого надо определить дисперсию средней приспособленности в начальный момент времени. Поскольку дисперсия $\sigma_x^2=\Sigma(x_1-\bar{x})^2 fi$, где $fi$ — частота особей данного класса,
$\sigma_{\bar{W}}^2=(W_1-\bar{W})^2 p^2+(W_2-\bar{W})^2 2pq+(W_3-\bar{W})^2 q^2$

Так как $p+2pq+q^2=1$, раскрыв скобки, получим:

$$\sigma_{\bar{W}}^2=W_1^2p^2+2W_2^2pq+W_3^2q^2+2\bar{W}(W_1p^2+2W_2pq+W_3q^2)$$

Учитывая, что $(W_1p^2+2W_2pq+W_3q^2)=\bar{W}$, окончательно получим:

$$\sigma_{\bar{W}}^2=W_1^2p^2+2W_2^2pq+W_3^2q^2-\bar{W}^2$$

После отбора $\bar{W}' = \frac{W_1^2 p^2 + 2W_2^2 pq + W_3^2 q^2}{\bar{W}}$. Эту формулу можно представить на основе предыдущей, как $\bar{W}' = \frac{\sigma_{\bar{W}}^2 + \bar{W}^2}{\bar{W}}$.

Определим изменение средней приспособленности за поколение:

$$\Delta\bar{W} = \bar{W}' - \bar{W} = \frac{\sigma_{\bar{W}}^2 + \bar{W}^2}{\bar{W}} - \bar{W} = \frac{1}{\bar{W}}\sigma_{\bar{W}}^2$$

Этот результат был получен Р. Фишером (1930) и назван «Фундаментальной теоремой естественного отбора»: **изменение средней приспособленности прямо пропорционально ее дисперсии в начальный момент времени и обратно пропорционально ее величине.** Иными словами, средняя приспособленность популяции изменяется под действием отбора тем быстрее, чем ниже начальное значение приспособленности и чем выше ее изменчивость.

Поскольку оба сомножителя в формуле теоремы Фишера не могут иметь отрицательных значений, можно дать более вольную и более общую ее трактовку, согласно которой **отбор не может идти в сторону снижения приспособленности популяции.** Интуитивно кажется, что этот вывод всегда справедлив. Видимо, отбор действительно не может снижать приспособленность по тому признаку фенотипа, по которому он идет, и не может снижать приспособленность особей в популяции, в противном случае популяция вымрет. Однако показано, что теорема Фишера не универсальна. Она не выполняется в случаях гаметического отбора, отбора по двум или большему числу локусов при условии их сцепления между собой и в случаях переменной приспособленности.

Действительно, если отбираются гаметы, то приспособленность гамет одного из полов может снижаться в том случае, если утрата приспособленности будет перекрываться ростом ее у гамет другого пола и, тем самым, у зиготы. Так же и при отборе по одному из сцепленных локусов возможно снижение приспособленности другого, если приспособленность всей группы сцепления не снижается. При циклическом отборе, особенно частотно-зависимом или плотностно-зависимом, отбор действует попеременно, то увеличивая, то уменьшая концентрацию данного гена в зависимости от его частоты в данной популяции. При низкой частоте концентрация растет, а при высокой — падает. В период падения концентрации аллеля теорема Фишера не соблюдается. Есть и другие исключения из этой теоремы. Эти исключения не противоречат тому, что теорема Фишера вполне справедлива при отборе целостных организмов при естественном отборе в природе.

Если бы фундаментальная теорема отбора не имела исключений, это существенно облегчило бы математическое исследование процессов преобразования популяций под действием отбора. Вместо исследования сложных и громоздких систем уравнений для генных частот, далеко не всегда поддающих-

ся аналитическому решению, можно было бы ограничиться поисками максимальных значений функций средней приспособленности. Такой подход называется использованием принципа оптимальности и широко применяется в физике. Однако, в природе приспособленности генотипов едва ли можно рассматривать как постоянные коэффициенты. Они меняются в зависимости от экологической ситуации, изменений структуры популяции и непосредственно в ходе эволюции. Для переменных приспособленностей теорема Фишера также обычно не выполняется. Поэтому использование подходов, основанных на принципах оптимальности, в теории эволюции также ограничено.

Исследование изменений генных частот под действием отбора существенно усложняется при увеличении числа рассматриваемых генов. Так, уже при рассмотрении двух диаллельных локусов учет сцепления настолько усложняет анализ, что в общем виде эта задача не решена. В то же время для достаточно простых случаев, таких как серповидно-клеточная анемия у человека или совместное культивирование мутантных и нормальных линий дрозофилы, расчеты изменения генных частот дают хорошее совпадение с экспериментальными данными.

Рассматривая отбор, мы в достаточной степени упростим картину, предположив отсутствие повторного мутирования отбираемых генов и миграцию, обуславливающую обмен генами между популяциями. Оба эти фактора вносят дополнительные усложнения, но принципиально картину не меняют.

## 4.2. Экспериментальное изучение отбора

***Отбор по единичным аллелям***

Примером применения подобного аппарата может служить анализ влияния этилового спирта на концентрацию двух аллелей алкогольдегидрогеназы (Adh) у *Drosophila melanogaster* (Косинская, 1985). Эксперимент имеет отношение к ситуациям, наблюдающимся в природе. Дрозофилы могут размножаться на дрожжах, при сбраживании. В Австралии описана популяция *Dr. melanogaster*, преобладавшая внутри винных погребов и размножавшаяся на поверхности бродильных чанов, тогда как *Dr. simulans* в подвалы не проникала (McKenzie, Parsons, 1972).

У *Dr. melanogaster* существует два кодоминантных аллеля алкогольдегидрогеназы, выявляемые методом гельэлектрофореза белков. Аллель $F$ (быстрый) обладает большей биохимической активностью, но пониженной стабильностью. Аллель $S$ — более устойчив, но менее активен. Отбор велся в популяции, которая в $F_0$ состояла из гетерозигот $FS$, при трех концентрациях этанола в питательной среде: 5, 10 и 15%. Как видно из рис. 42, частота $F$ аллеля в разных вариантах опыта менялась по-разному, а в контроле, без добавления этанола монотонно увеличивалась.

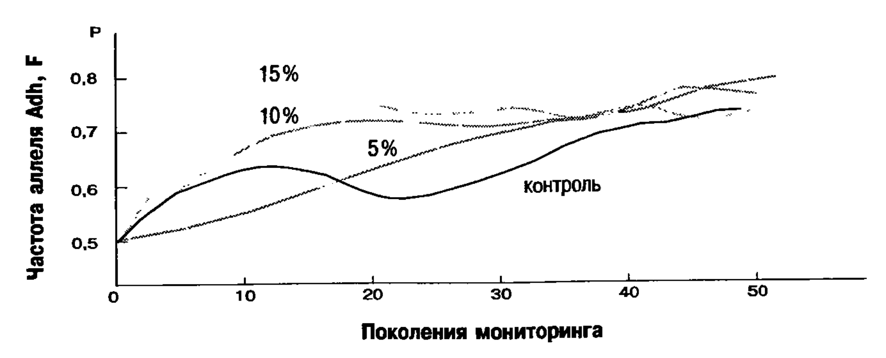



**Рис. 42.** Отбор у дрозофилы на адаптацию к средам с разным содержанием этилового спирта (из Косинской, 1985)

Рассмотрим, вслед за автором статьи, отбор против гомозигот *SS*, так как концентрация аллеля *F* во всех вариантах опыта увеличивалась. Коэффициент отбора $S_n$ против гомозиготы имеет вид

$$S_n = \frac{q_0 - q_n}{q_0 q_n} + \ln\frac{q_0(1-q_n)}{q_n(1-q_0)}$$

, где $n$ — число поколений, а $q_0$ и $q_n$ — концентрация аллеля в нулевом поколении $q_0 = 0,5$, отсюда

$$S = \frac{\dfrac{0,5-(1-p_n^F)}{0,5(1-p_n^F)} + \ln\dfrac{0,5p_n^F}{0,5(1-p_n^F)}}{n}$$

Коэффициент отбора против гомозигот $Adh^{SS}$ при разных концентрациях этанола в среде приведен в табл. 14.

*Таблица 14*

**Коэффициент отбора зигот AdhS в экспериментальных популяциях дрозофилы, содержавшихся на среде с добавлением этанола**

| Поколение мониторинга | Концентрация этанола в среде, % | | |
|---|---|---|---|
| | 5 | 10 | 15 |
| 5 | 0,356 | 0,180 | 0,180 |
| 10 | 0,368 | 0,160 | 0,130 |
| 15 | 0,256 | 0,140 | 0,084 |
| 20 | 0,144 | 0,120 | 0,035 |
| 25 | 0,110 | 0,096 | 0,040 |
| 30 | 0,096 | 0,083 | 0,050 |
| 35 | 0,091 | 0,082 | 0,062 |
| 40 | 0,069 | 0,110 | 0,062 |
| 45 | 0,064 | | |

Приспособленность к этанолу обеспечивается не только гомозиготами *FF*, но и гетерозиготами *FS*. Для того, чтобы оценить вклад гетерозигот, удобно оценить усредненный коэффициент отбора на основе частот генотипов в смежных поколениях. Приспособленность генотипов оценивается по их численности в смежных поколениях

$$W_{ij} = \frac{N_{n+1}}{N_n}.$$

Отношение частот генотипов в поколениях составляет

$$\frac{f_1^5}{f_1^0} = \frac{N_1^5}{N_5} : \frac{N_1^0}{N_0} = \frac{N_1^5 N_0}{N_1^0 N_5} = W_1 \frac{1}{\bar{W}} = \frac{W_1}{\bar{W}}.$$

Аналогично

$$\frac{f_2^5}{f_2^0} = \frac{W_2}{\bar{W}}; \frac{f_3^5}{f_3^0} = \frac{W_3}{\bar{W}}.$$

В табл. 15 приведены данные связи частоты и приспособленности генотипов $Adh^{FF}$, $Adh^{FS}$ и $Adh^{SS}$.

*Таблица 15*

**Связь между приспособленностью генотипов и коэффициентом их отбора**

| Показатель | Поколение | Генотипы | | | Сумма |
|---|---|---|---|---|---|
| | | FF | FS | SS | |
| Численность | 0 | $N_1^0$ | $N_2^0$ | $N_3^0$ | $N^0$ |
| Частота | 0 | $f_1^0 = N_2^0 / N_0$ | $f_1^0 = N_2^0 / N_0$ | $f_1^0 = N_3^0 / N_0$ | 1 |
| Численность | 5 | $N_1^5$ | $N_2^5$ | $N_3^5$ | $N^5$ |
| Частота | 5 | $f_1^5 = N_2^5 / N^5$ | $f_2^5 = N_2^5 / N^5$ | $f_3^5 = N_3^5 / N^5$ | 1 |
| Приспособленность | 0–5 | $W_1 = N_1^5 / N_1^0$ | $W_2 = N_2^5 / N_2^0$ | $\bar{W} = N^5 / N^0$ | $\bar{W} = N^5 / N^0$ |
| Коэффициент отбора | 0–5 | $W_1 / W_2 = 1 \quad s_1$ | $W_2 / W_2 = 1$ | $W_1 / W_2 = 1 \quad s_2$ | |

Соотношение селективных ценностей гомозигот *FF*, гетерозигот *FS* и гомозигот *SS* составило для популяции на 5% этаноле 1,17:1,0:1,02, для популяции на 10% спирте 1,23:1,0:0,86 и на 15% — 1,14:1,0:0,99.

В качестве комментария к результатам опыта следует добавить, что даже в этом простом случае на точность расчета в худшую сторону влияет

повышение концентрации аллеля F в контроле. Это повышение идет независимо от наличия этанола в среде и, следовательно, рассчитанные коэффициенты отбора в пользу FF и FS завышены, а против SS — занижены.

***Отбор по количественным признакам***

При отборе по любым признакам принцип «отбор идет по фенотипам, но отбираются генотипы» сохраняет свое значение. Однако, когда отбор ведется по полигенным признакам, невозможно оценить вклад тех или иных генов в изменения генетического определения отбираемых признаков. Изучение ответа на отбор и факторов, влияющих на его эффективность, осложняется еще и тем, что многие полигенные признаки обладают более или менее широкой нормой реакции. К таким признакам относится большинство хозяйственно-важных признаков домашних животных и культурных растений, таких как скорость роста, ответ на корма у животных или на минеральное питание у растений, плодовитость, жизнеспособность потомства и тому подобные признаки.

Поэтому первым принципом отбора по подобным признакам является тщательное отношение селекционера к производителям — совокупности организмов, среди которых производится отбор. Прежде всего стремятся выявить коэффициент наследуемости отбираемых признаков, то есть генетическую аддитивную компоненту фенотипической изменчивости. Уточнить ее можно строго соблюдая условия содержания (выращивания) производителей. В оптимальных условиях снижается паратипическая изменчивость и можно надеяться, что большая часть индивидуальных различий обусловлена генетически.

Это было известно еще во времена Ч. Дарвина, несмотря на то, что законов генетики тогда не знали и оперировали понятием «кровного родства». Вот как Дарвин описывает селекцию у овец-мериносов в Саксонии в середине XIX в.: «...овец помещают на столе и изучают, как знатоки изучают картину; это повторяется до трех раз на протяжении нескольких месяцев, причем каждый раз овец отмечают и классифицируют, так что окончательно только самые лучшие отбираются для приплода». Понятно, что отслеживание процессов формирования в процессе онтогенеза селекционно важных признаков повышает надежность оценки материала для отбора.

Затрудняют работу селекционера многие факторы. В случае, когда ведется жесткий отбор, то есть отбирается лишь малая часть исходной группировки при массовом отборе, или когда отбираются наиболее ценные единичные производители при индивидуальном отборе, велика вероятность соотбора не контролируемых генетических вариантов, обусловленных процессом дрейфа генов, или единичными рецессивными аллелями. Примером может служить неудачное использование элитного быка производителя, оказавшегося плохим по генотипу в начале XX в. в США (рис. 43).

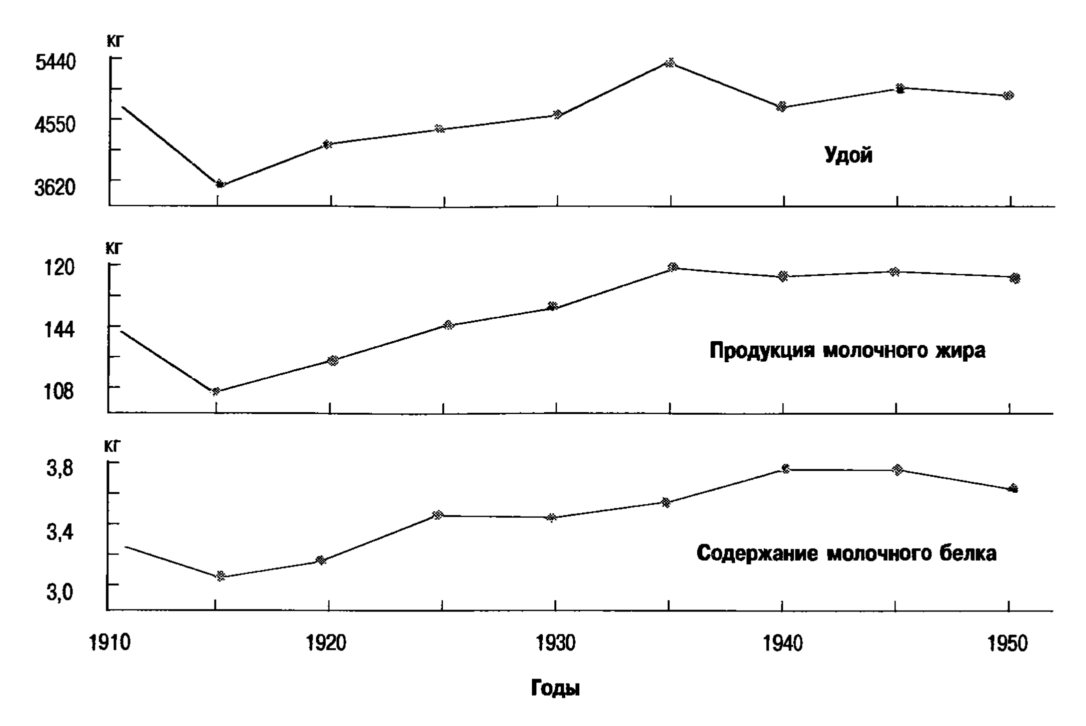



**Рис. 43.** Снижение продуктивности потомства коров при оплодотворении элитным быком, обладавшим скрытым генетическим недостатком и последующее восстановление продуктивности в результате селекции (из Гершензона, 1979)

Еще одним важным фактором, затрудняющим селекцию по полигенным признакам, является естественный отбор. Селекция ведется по признакам полезным человеку или по признакам, удобным для анализа экспериментатором. Это, как правило, снижает приспособленность организма к внешним воздействиям и (или) нарушает онтогенез или обмен веществ. Высокоурожайные сорта пшеницы обладают тяжелым колосом и при дожде полегают. Намокшая соломина изгибается и колос наклоняется к земле. Полегшую пшеницу трудно убирать. Отчасти этим обусловлено выведение короткостебельных хлебных злаков. У высокопродуктивных молочных коров нарушается обмен кальция. Кости становятся хрупкими и легко ломаются. То же самое касается отбора по плодовитости, устойчивости к болезням и многим другим признакам. Словом, работает принцип trade off.

Селекционера прежде всего интересует ответ на отбор. Он зависит от селекционного дифференциала $S$, то есть отличия среднего значения отбираемого признака в исходной группе родителей и среднего значения этого признака в группе отобранных родителей. Ответ на отбор в общей форме

можно выразить как $R=h^2S$. Однако, на ответ на отбор могут влиять материнский эффект, различия в плодовитости отобранных родителей и различия по приспособленности у потомков. При прогнозировании ответа на отбор приходится учитывать изменчивость отбираемого признака. Если признак сильно изменчив, то, отбирая половину из группы родителей, мы получим больший селекционный дифференциал, чем при меньшей изменчивости признака. Поэтому применяют стандартизацию. Селекционный дифференциал выражают через отношение к стандартному отклонению $S_p$. Его обозначают $i$. В таком выражении $S=iS_p$, а ответ на отбор $R=ih^2S_p$, где $p$ — доля отобранных особей, а $z$ — значение ординаты в точке сечения исходного распределения признака у родителей. Из сказанного следует, что, повышая селекционный дифференциал, можно повысить эффективность отбора. Однако, это будет вести к сокращению численности отобранных особей и их потомков. Следовательно, придется принимать меры для увеличения численности следующего поколения, чтобы снова иметь материал для отбора, или мириться с последствиями инбридинга.

При оценке ответа на отбор основной трудностью является его нестабильность. Как видно из рис. 44, ответ на отбор и при селекции на увеличение веса мышей (положительный отбор, или отбор в + направлении), и при селекции на уменьшение веса мышей (отрицательный отбор или отбор в – направлении) меняется от поколения к поколению. Эти колебания могут определяться ошибкой выборочных средних, дрейфом генов, средо-

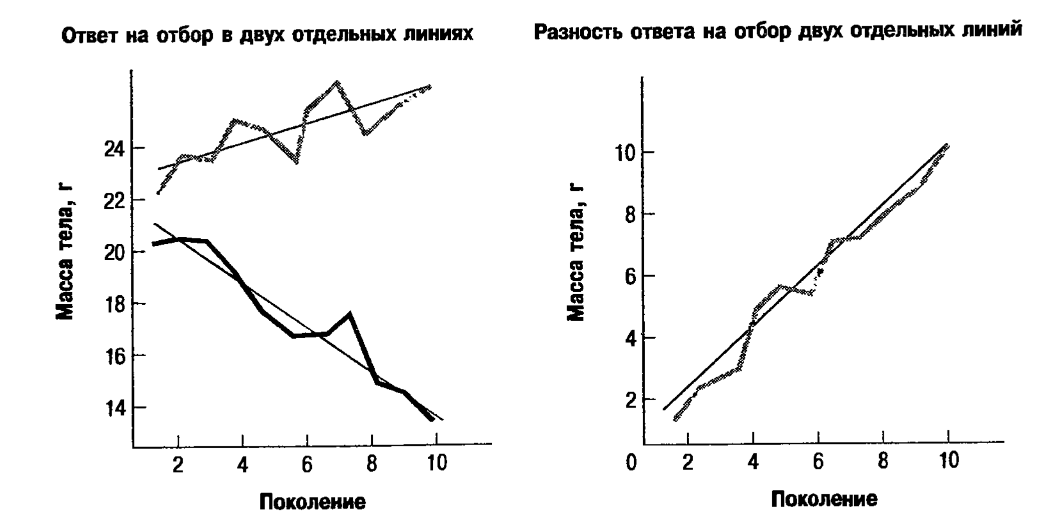



**Рис. 44.** Отбор по массе тела мышей в 6-недельном возрасте в + и в – направлениях (из Фолконера, 1985)

выми факторами и изменениями селекционного дифференциала в зависимости от численности и изменчивости родителей. Обычно, колебания ответа на отбор нивелируют линией регрессии, рассчитанной по средним значениям признака в каждом поколении.

При жестком отборе дрейф начинает играть существенную роль в изменении генотипов потомков. С этим связана низкая воспроизводимость результатов отбора даже среди близкородственных линий отбираемых потомков. На рис. 45 показаны суммарный ответ на отбор у мышей и ответ на отбор в трех линиях, составлявших суммарный отбор. Из приведенных рисунков (рис. 44 и 45) виден один важный и в генетическом и в селекционном отношении результат. Отбор в + направлении более эффективен, чем отбор в – направлении. Эта асимметрия ответа на отбор — очень распространенное явление. Зависит она от ряда причин: во-первых, естественный отбор может препятствовать искусственному. Отбор на увеличение размеров мышей более эффективен по ряду физиологических причин: у более крупных животных, благодаря изменению соотношения объем/поверхность тела, уменьшается теплоотдача. Более крупные животные меньше истощаются при беременности. По-видимому, они более устойчивы к стрессирующим факторам. В приведенных экспериментах на мышах асимметрия была связана с материнским эффектом. Отбираемый признак — масса тела шестинедельных мышей, может быть подразделен на две составляющие: рост до прекращения питания молоком матери и рост после того, как мышата

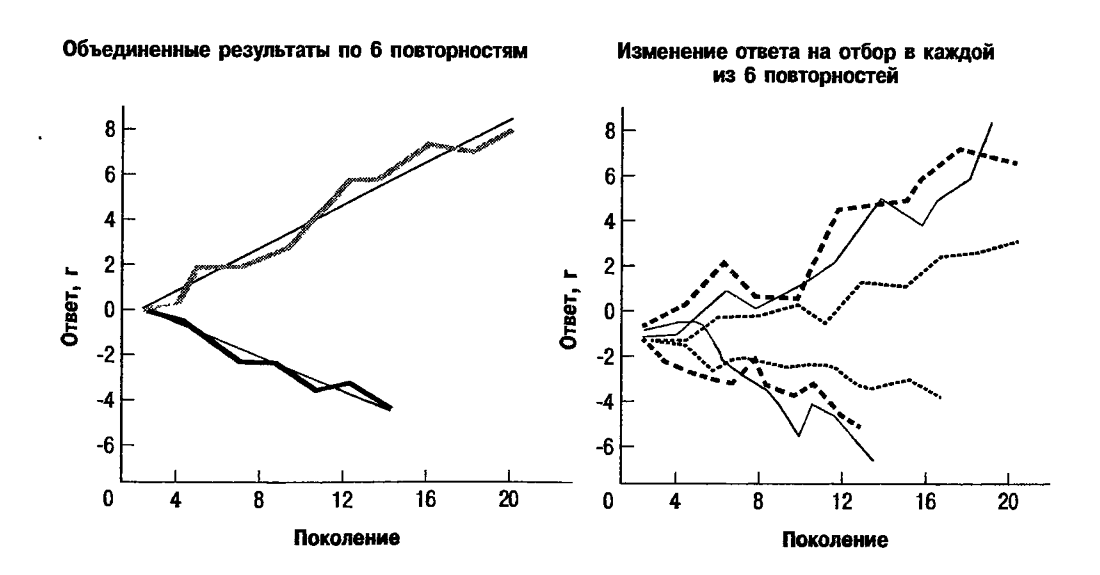



**Рис. 45.** Десять поколений отбора по массе тела 6-недельных мышей (из Фольконера, 1985)

перешли к самостоятельному питанию. У мышат, питающихся молоком, в + линии масса тела увеличивалась очень слабо. Они набирали массу, когда начинали есть самостоятельно. В — линии мышата до начала самостоятельного питания росли очень плохо, так как у мелких матерей было мало молока, а затем компенсировали это при самостоятельном питании. Крайним выражением асимметрии при — отборе может служить селекция на уменьшение размеров лошадей. В 60-х годах XX в. в США возникла мода на маленьких, величиной со среднюю собаку, лошадок, которых можно было держать как комнатных животных. Предел селекции в этом направлении положила способность таких лошадок рожать. Уменьшение размеров родителей было слабо коррелировано с темпами роста эмбрионов. Слишком большие при рождении жеребята вызывали гибель матерей.

Влияние отбора по количественным признакам на генотипы организмов тем сильнее, чем длительнее ведется отбор, и чем он жестче. Теоретически, предел отбора наступает, когда все гены и их комбинации, соответствующие данному направлению отбора, переходят в гомозиготное состояние, перестают расщепляться и становятся нормой для всех особей, отбираемых в данном направлении. В эксперименте предел отбора трудно достижим, так как генотип очень сложен и в нем постоянно возникает новая изменчивость, причем при отборе в + и − направлениях эта изменчивость разная. Во-первых, потому, что при разных направлениях отбора, идущего по одному и тому же признаку фенотипа, изначально отбираются разные гены. Во-вторых, потому что разные направления отбора стимулируют разные направления комбинирования генов и способствуют сохранению разных мутаций. Яркой иллюстрацией этого может служить опыт по длительному отбору у *Drosophila melanogaster*, поставленный Л. З. Кайдановым (1991).

Исходным материалом эксперимента послужили дрозофилы из естественной популяции «Ессентуки». Отбираемым признаком служила половая активность самцов. Высокая половая активность, линия ВА — отбор в + направлении, оценивалась согласно тесту, в котором самцы, ссаженные с виргинными самками, за 30 минут копулировали не менее, чем в 80 % случаев. Низкая половая активность, линия НА, отбор в — направлении, тестировались по самцам, копулировавшим с виргинными самками не более чем в 10 % случаев на 30 минут. Отбор сопровождался жестким инбридингом. В каждом поколении использовали потомство от 6 пар скрещивавшихся братьев и сестер. Отбор велся 550 поколений, что в пересчете на возраст человечества (считая первое размножение у людей в возрасте 18 лет) соответствует началу эксперимента примерно в 8 тысячелетии до н. э. 8 тысячелетие — это начало неолита, время, когда были одомашнены первые животные, и началось возделывание культурных растений. Отбор на высокую половую активность совпадает с направлением естественного отбора. У диких мух высокий уровень половой активности обеспечен генетически

в ходе предшествующей эволюции. Отбор на низкую половую активность идет против естественного отбора. Следует добавить, что сочетание искусственного и естественного отборов неустранимо в селекции. Даже при создании оптимальных условий содержания животных и культивирования растений, не удается полностью устранить влияние неконтролируемых условий среды и внутрипопуляционных взаимодействий.

На рис. 46 показана динамика ответа на отбор. С 1 по 60 поколение отбор велся на низкую половую активность в НА направлении. От 60 поколения была выведена линия ВА — высокая половая активность. На 260 поколении от низкоактивной линии была выведена линия НА$^+$, отбор в которой шел на увеличение половой активности. От этой НА$^+$ линии с 320 поколения снова повели отбор в – направлении. И одновременно в – направлении был начат отбор из высокоактивной ВА линии.

Высокая изменчивость ответа на отбор, наблюдавшаяся с 1, примерно, до 200 поколения, может быть обусловлена как дрейфом генов, так и другими перечисленными выше влияниями. Обращает внимание высокая эффективность отбора в + направлении в начале выведения линии ВА. Это обусловлено, с одной стороны, восстановлением генетического обеспечения признака, с другой — совпадением направлений искусственного и естественного отборов. Примерно с 200 поколения линия ВА вышла на плато. Отбор на дальнейшее повышение половой активности стал неэффективен. Очевидно, была исчерпана генетическая изменчивость. Однако, несмотря на жесткий инбридинг, инбредная депрессия в этой линии возникла только

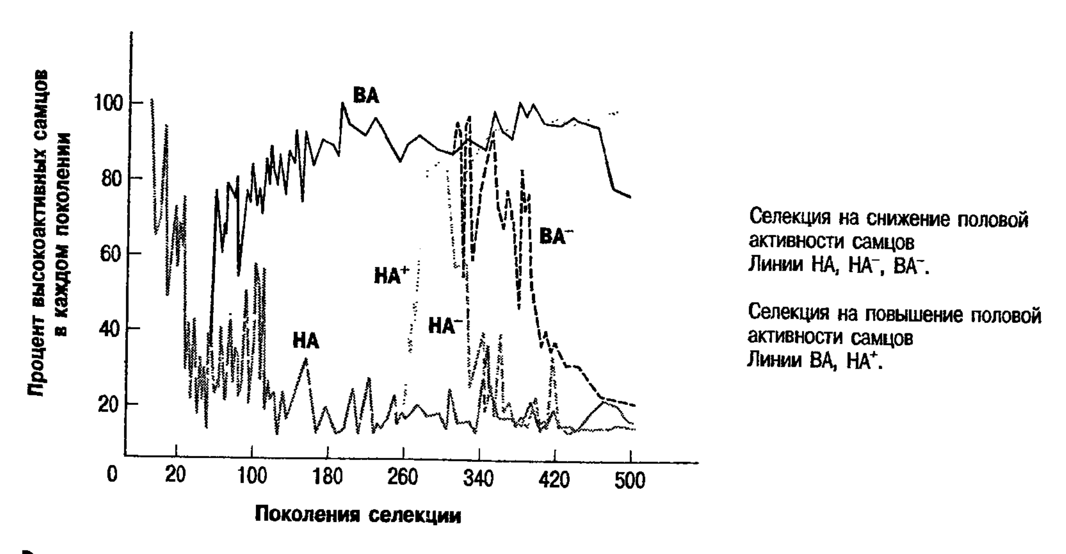



**Рис. 46.** Динамика ответа на отбор по половой активности самцов Drosophila melanogaster (из Кайданова, 1991)

в конце эксперимента на 480—500 поколениях. Это выразилось в снижении половой активности мух линии ВА и не было обусловлено выщеплением неблагоприятных гомозигот. Линия НА вышла на плато примерно одновременно с ВА, но ответ на отбор в этой линии был более изменчивым на протяжении всего эксперимента. Возвратный отбор в линиях $НА^+$, $НА^-$ и $ВА^-$ был более эффективным, чем в основных линиях в тех же поколениях инбридинга. Это свидетельствует о том, что на перестройку генотипов отбор оказывает более сильное воздействие, чем инбридинг.

Отбор в линии ВА шел, в основном, по генетической изменчивости, уже существовавшей в популяции. Отбор в линии НА сопровождался множеством коррелятивных эффектов, снижавших не только половую активность, но и жизнеспособность мух. Примеры этих эффектов приведены в таблице 16. Кайданов отметил, что для мух НА наиболее характерны два момента: нарушения нейроэндокринной системы, выражающиеся в том, что мухи малоподвижны и долго сидят в оцепенении, и сдвиг в соотношении полов. Самцов НА в 2—3 раза больше, чем самок. Последнее, возможно, является компенсаторной реакцией на низкую половую активность, возникшей под действием естественного отбора, направленного против селекции. Эффекты изменения многих фенотипических признаков, непосредственно не связанных с отбираемым, могут иметь двоякое объяснение. Часть из них может быть обусловлена нарушением геномных, морфогенетических и эргонтических корреляций в результате генетических перестроек, обусловленных отбором. Часть может рассматриваться как результат соотбора признаков, способствующих адаптации в данном направлении эволюции. Такие вторичные селективные изменения называют соотбором, косвенным отбором, ассоциативным отбором и т. п. Организм представляет собой высокоинтегрированную систему. Поэтому генетические изменения затрагивают, как правило, не только отбираемые признаки, и эти же изменения служат материалом соотбора, ведущего к формированию адаптаций, либо усиливающих селекционные эффекты отбора по основному признаку, либо компенсирующие неблагоприятные для приспособленности целостного организма результаты селекции. К компенсаторным результатам соотбора можно, по-видимому, отнести увеличение доли самцов в потомстве, а к способствующим отбору — пониженную двигательную активность.

Генетический анализ линии НА показал, что в этой линии сильно, до 30 %, увеличилась частота возникновения спонтанных мутаций. При этом в середине эксперимента преобладали рецессивные полулетали, а в конце — рецессивные летали. На рис. 47 приведено сравнение концентрации мутаций в природных популяциях и в обсуждаемом эксперименте. Кроме того, было показано, что в НА линии возросла частота транспозиции мобильных генетических элементов (МГЭ). МГЭ перемещались в «горячие точки» хромосом, повышая мутабельность.

*Таблица 16*

**Изменения, вызванные отбором в линии НА (из Кайданова, 1991)**

| № п/п | Измененный признак | Литературный источник |
|---|---|---|
| 1 | Высокая частота мух с аномалиями брюшка | Кайданов, 1982 |
| 2 | Сдвиг по полу в сторону самцов | Кайданов и др., 1972<br>Кайданов, 1979 |
| 3 | Низкая двигательная активность | Кайданов, 1979, 1982 |
| 4 | Низкая половая активность самцов | Кайданов и др., 1969;<br>Полэ, Кайданов, 1978а,б;<br>Коротков и др., 1988 |
| 5 | Низкая половая рецептивность самок | Сапунов, Кайданов, 1978а |
| 6 | Низкая плодовитость | Кайданов, Субботин, 1984 |
| 7 | Высокая эмбриональная смертность | Кайданов, Субботин, 1988 |
| 8 | Задержка развития на предимагинальных стадиях | Кайданов, 1982 |
| 9 | Низкая продолжительность имагинальной жизни | Haque, Kaidanov, 1984 |
| 10 | Низкая теплоустойчивость | Амосова, Кайданов, 1981<br>Амосова и др., 1983 |
| 11 | Ослабленный фототаксис | Кайданов, 1982 |
| 12 | Сниженная активность ювенильного гормона | Сапунов, Кайданов, 1979 |
| 13 | Сниженное содержание цАМФ | Савватеева и др., 1981 |
| 14 | Измененный изозимный спектр АХЭ | Пахомов и др., 1974 |
| 15 | Сниженная суммарная активность эстеразы-6 | Коротков и др., 1988 |
| 16 | Измененное содержание некоторых нейропептидов мозга | Каракин и др., 1989 |
| 17 | Низкая конкурентоспособность | Иванюшкина, Кайданов, 1982;<br>Пасюкова и др., 1985 |

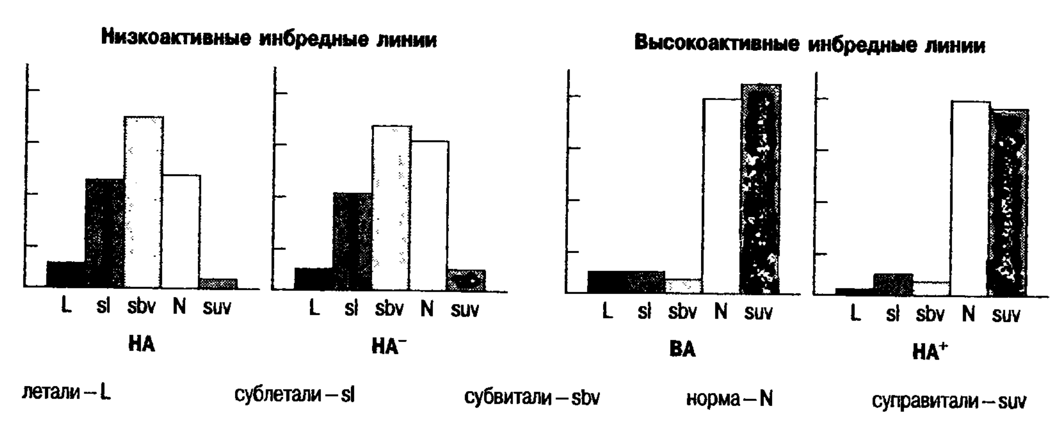



**Рис. 47.** Концентрация мутаций, влияющих на жизнеспособность Drosophila melanogaster при отборе на низкую и высокую половую активность (по Кайданову, 1991)

Описанный эксперимент интересен в нескольких отношениях. Во-первых, в нем ясно видна сложность и комплексность реакций и фенотипа, и генотипа на жесткий отбор. При этом селекция, по крайней мере в данном эксперименте, оказалась фактором более мощным, чем инбридинг. Во-вторых, показано принципиальное различие в генетическом определении ответов на отбор, идущий в + и – направлениях. В-третьих, эксперимент показал, насколько трудно исчерпать генетическую изменчивость, даже при сочетании очень жесткого отбора с очень жестким инбридингом. Отбор в НА линии подхватывал любые наследственные уклонения, способствующие понижению половой активности независимо от их плейотропных эффектов, снижавших жизнеспособность дрозофил. В-четвертых, была продемонстрирована важность совпадения/несовпадения направлений искусственного и естественного отборов для результатов селекции.

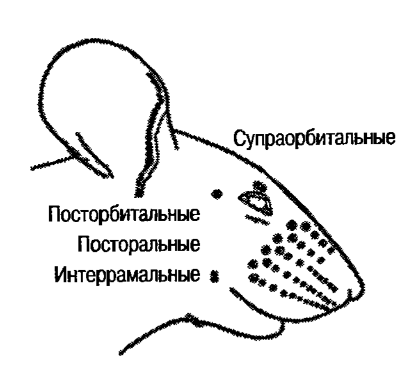
***Отбор по онтогенетически структурированным признакам***

Признаки фенотипа формируются в процессе онтогенеза. Морфогенетические корреляции, сформировавшиеся в результате предшествующей эволюции, влияют на результаты отбора. Исследований по отбору онтогенетически структурированных признаков фенотипа немного. Они требуют как генетического, так и эмбриологического контроля. Хорошим примером может служить работа сотрудников Уоддингтона Фрезера и Киндреда (Freser, Kindred, 1960, цит. по Уоддингтон, 1964) по отбору на изменение числа вибрисс у мышей.

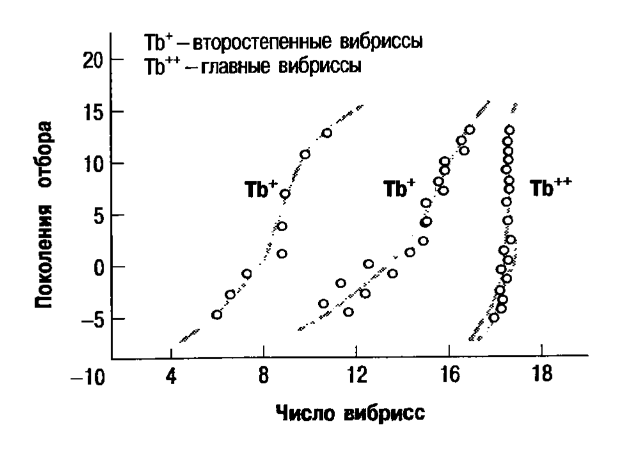
Волосы у млекопитающих развиваются из эпидермиса. Клетки мальпигиева слоя прогибаются вглубь, образуя эпидермальный сосочек, внедряющийся в кориум. Затем клетки сосочка дифференцируются. Самая глубокая

его часть образует луковицу волоса, состоящую из делящихся клеток. Расположенные ближе к поверхности тела клетки ороговевают, создавая влагалище волоса. Влагалище вместе с клетками, окружающими луковицу, образуют волосяной фолликул. Сам волос имеет трехслойную структуру. В центре располагаются мертвые клетки сердцевины. К наружи — роговые клетки стержня волоса. Стержень покрывают плоские чешуевидные ороговевшие клетки кутикулы. К луковице волоса подходят сконцентрированные в кориуме сосуды, питающие рост волоса. К ней же прикрепляются гладкомышечные волокна, управляющие наклоном волоса относительно поверхности кожи. Кроме волос, покрывающих тело, у млекопитающих существуют специальные осязательные очень крупные волосы — вибриссы. Они располагаются упорядоченно на определенных участках кожи (рис. 48). Кроме размеров они отличаются тем, что к их луковицам подходит большое количество нервных окончаний, а движением вибрисс управляют пучки поперечно-полосатых мышечных волокон. У мышей поверхность тела покрыта тремя типами волос: более длинными и жесткими остевыми волосами, более короткими и мягкими пуховыми и короткими и жесткими шиловидными.

Морфогенез вибрисс существенно сложнее, чем волос, служащих термоизоляции и механической защите тела мыши. Во-первых, само строение волосяной сумки вибриссы сложнее (нервные окончания, поперечнополосатая мускулатура, величина луковицы волоса). Во-вторых, вибриссы расположены и на голове животного, и друг относительно друга неслучайным образом, что требует детерминации мест их закладки. В-третьих, эмбриональное изучение, проведенное Фрезером, показало, что существует два сорта вибрисс: основные и дополнительные. Онтогенез основных вибрисс стабилизирован сильнее, чем дополнительных.




**Расположение вибрисс на голове мыши**




**Число вибрисс**

**Рис. 48.** Действие отбора на увеличение числа вибрисс у гетерозигот по гену Tabby (по Уоддингтону, 1964)

У мышей была обнаружена сцепленная с полом полудоминантная мутация Tabby, усиливающая изменчивость волосяного покрова. Авторы в течение 16 поколений вели отбор в + и в – направлениях у гетерозигот по этой мутации. Отбирались мыши на увеличение и уменьшение числа вибрисс. Ответ на отбор оказался различным у разных типов волос. Среди волос поверхности тела отбор в + направлении приводил к увеличению числа пуховых волосков за счет уменьшения числа шиловидных. В – направлении увеличивалось число шиловидных волосков при уменьшении числа пуховых. Отбор по числу основных вибрисс оказался неэффективным. Ответ на отбор дополнительных вибрисс был неустойчив. В одних линиях был эффективен отбор в + направлении, в других — в минус направлении. Этот нетривиальный результат был интерпретирован Уоддингтоном следующим образом: креод развития основных вибрисс наиболее стабилен. Пороги, ограничивающие этот креод, наиболее высоки. Поэтому аллель Tabby, дестабилизирующий генетическую изменчивость, подавленную эпигеномными морфогенетическими корреляциями, не создал материала для отбора. У дополнительных вибрисс морфогенетические корреляции менее прочные. Поэтому число таких вибрисс за 16 поколений увеличивалось или уменьшалось на 5—7 волосков. Tabby разбалансировало генетическую изменчивость, накопившуюся в креоде, и создавало материал для отбора. Нестабильность ответа на отбор объясняется случайностью дестабилизации имеющейся изменчивости. Наименее прочны морфогенетические корреляции при закладке пуховых и шиловидных волосков. Поэтому соотбор по этому признаку был вполне эффективным. Уоддингтон изобразил различия в ответе на отбор трех типов волос условной схемой (рис. 49). На этой схеме кривизна линий отражает прочность морфогенетических корреляций (высоту порогов креода), стабилизирующих развитие волос.

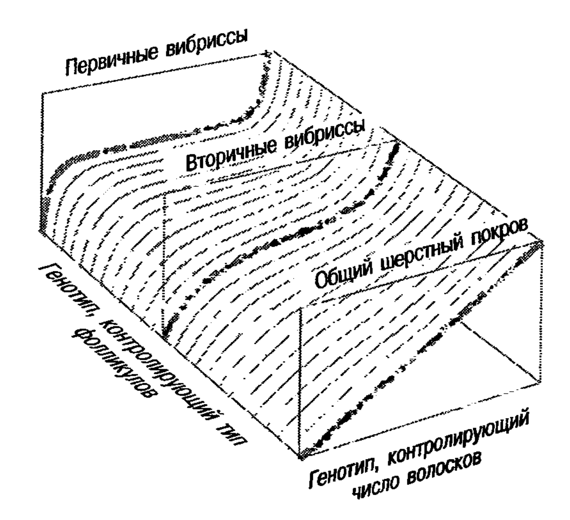



**Рис. 49.** Степень канализации развития вибрисс и шерсти у мыши (по Уоддингтону, 1964)

### *Отбор по признакам с широкой нормой реакции*

Отдельно следует рассмотреть влияние отбора на признаки, обладающие широкой нормой реакции, то есть на модификационную изменчивость. Одно из немногих подобных исследований было проведено в конце 30-х — начале 40-х годов XX в. Г. Ф. Гаузе на ряде видов инфузорий. Он изучал адаптацию инфузорий к изменениям солености и температуры воды. Среди множества проведенных экспериментов наиболее наглядны опыты по адаптации к повышению солености у инфузории *Euplotes vannus*, обитающей в солоноватых лиманах Черного моря. Границы толерантности к солености у этого вида широки. В Хаджибекском лимане, откуда был взят материал для опытов, соленость колеблется от 6,1 до 2,5 %. На изменения концентрации солей *E. vannus* реагирует изменениями размеров тела. Чем выше концентрация соли, тем мельче инфузории. В разных клонах это уменьшение составляет от 2,2 до 20,1 %. Сами клоны различаются средними размерами, и разница сохраняется при изменениях солености.

Гаузе и его сотрудницей Смарагдовой были выведены две пары клонов. Клоны внутри каждой пары различались размерами особей. Эти пары были отобраны потому, что потомство от их конъюгации было жизнеспособным и промежуточным по размерам относительно родителей. У клонов-эксконъюгантов, содержавшихся в 2,5 % солености, площадь тела была 138,6; среднее между двумя клонами до конъюгации составляло 139,1. У клонов эксконъюгантов в 5 % солености площадь тела была существенно меньше — 107,0, против среднего по двум исходным клонам при той же солености — 114,2. Другими словами, при повышении солености выжили те клоны-эксконъюганты, которые лучше реагировали на изменения среды. При повышении солености до 7 %, погибает около 50 % культур инфузорий. Авторы подсчитали, что при этой солености выживает 1 клон из примерно 1200 конъюгаций. Выжившие клоны были еще более мелкими, чем при 5 % солености (рис. 50).

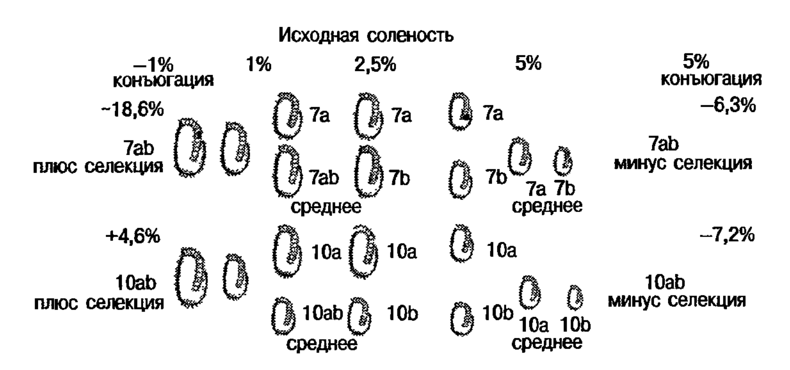



**Рис. 50.** Влияние снижения и повышения солености среды на размеры инфузории Euplotes vannes (из Гаузе, 1964)

Доказательством эффективности отбора служило то, что при переносе культур из 7 % солености в 1 %, они не возвращались к исходным размерам. Гаузе сделал вывод, что наиболее эффективно адаптируются к повышению солености клоны, обладающие более широкой нормой реакции на изменение концентрации солей, и назвал это отбором на приспособляемость.

Клон инфузорий с генетических позиций можно рассматривать как одну особь. Внутри клона нет расщепления генов. Поэтому из приведенного опыта неясно, как ведет себя популяция организмов, способных к модификационной изменчивости при отборе по пластичности фенотипа, то есть признакам с широкой нормой реакции. Попыткой ответить на этот вопрос может служить опыт, поставленный автором этой книги на головастиках прудовой лягушки *Rana lessonae* (Северцов, 1990). Признаком с широкой нормой реакции служили темпы роста головастиков.

На рост головастиков — пойкилотермных животных, влияют, главным образом, два фактора: температура воды и эффект группы (эффект плотности населения). Головастики выделяют в воду экзометаболиты — белки неустановленной структуры, ингибирующие их рост. Поэтому повышение плотности населения приводит к снижению средних темпов роста группы, но увеличивает индивидуальную изменчивость по этому признаку. На изначально более мелких головастиков экзометаболиты действуют сильнее, чем на более крупных, поэтому изменчивость по темпам роста увеличивается. При этом каждый головастик в зависимости от своего физиологического состояния в любой момент времени может и замедлить и ускорить скорость роста.

Рост, в отличие от морфогенеза, требует значительных энергетических затрат. Поэтому в соответствии с принципом trade off, принудительное увеличение энергетических затрат головастиков должно сказаться на темпах их роста. Были выбраны два неблагоприятных средовых воздействия. Первое — повышение температуры воды до верхней границы температурного оптимума. Для головастиков прудовой лягушки это +30 °С. Второе воздействие — течение скоростью 0,5 см/сек — приблизительная скорость локомоции головастиков в сочетании с такой же температурой +30 °С.

Повышение температуры должно ускорять метаболизм, а течение — заставлять головастиков тратить энергию, чтобы держаться против потока воды. Можно было ожидать, что эти физиологические нагрузки скажутся на темпах роста. При этом головастики, неспособные компенсировать их влияние изменениями либо уровня метаболизма, либо темпов роста, а, точнее, и того и другого, будут гибнуть. Гибель, в свою очередь, может привести к понижению плотности и, тем самым, к ослаблению действия экзометаболитов.

В каждый аквариум было помещено по 150 головастиков, выращенных из одной кладки икры. Это позволяло до некоторой степени выровнять генетическую гетерогенность выборок при сохранении их гетерозиготности.

Результаты опыта представлены на рис. 51. В аквариуме с течением и подогревом выжило 82 головастика, в аквариуме только с подогревом — 67, в контроле — 133. Средние темпы роста в обоих вариантах опыта были несколько выше, чем в контроле. Это обусловлено влиянием повышенной температуры. В контрольном аквариуме она была 21±1 °С. В обоих вариантах опыта очень сильно возросла изменчивость головастиков по размерам тела. Дисперсия в аквариуме с течением составила $\sigma^2 = 2{,}27$, в аквариуме только с подогревом $\sigma^2 = 2{,}5$, а в контроле $\sigma^2 = 0{,}44$. В обоих вариантах опыта лимиты изменчивости были шире, чем в контроле.

Это свидетельствует о том, что под влиянием физиологических нагрузок головастики, в зависимости от их индивидуальных особенностей, меняли траектории своего роста и в сторону ускорения, и в сторону замедления, причем при смертности близкой к 50 % выжили только те особи, которые были способны к этим изменениям. Результаты опыта на головастиках отличаются от таковых на инфузориях именно разнонаправленностью реакций организмов на ухудшение условий существования. Другими словами, выживали головастики с наиболее пластичным фенотипом, широкой нормой реакции и по темпам роста, и по способности регулировать энергетический метаболизм. Недостатком обоих экспериментов и на инфузориях, и на головастиках является то, что эффективность отбора не прослежена в чреде поколений. Однако, можно предположить, что в свободно скрещивающейся популяции достаточно длительный отбор способен привести к расширению нормы реакции.

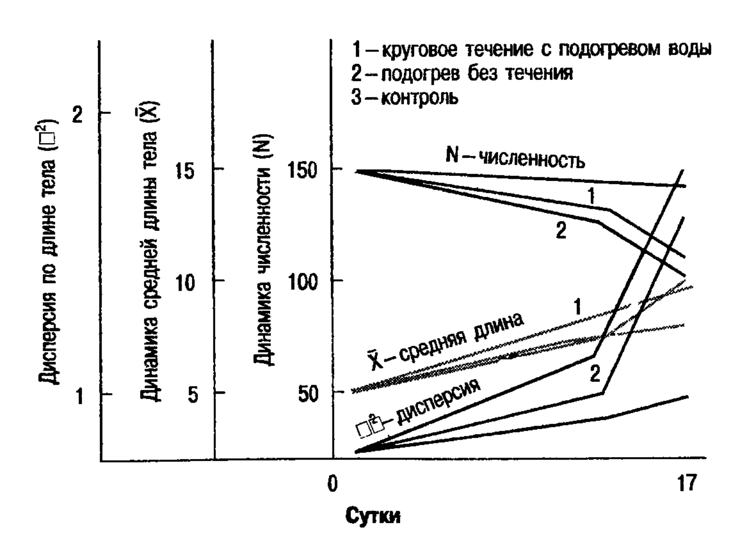



**Рис. 51.** Изменение численности, темпов роста и изменчивости размеров головастиков Rana lessona при дополнительных физиологических нагрузках (из Северцова, 1990)

* * *

Подводя итог обсуждению искусственного отбора, надо отметить, что эффективность отбора, выражающаяся, прежде всего, ответом на отбор, зависит от многих условий. Очень важно, по каким признакам идет отбор. Если это признаки жестко генетически детерминированные, отбор более эффективен. Если признаки с широкой нормой реакции, увеличению селекционного дифференциала будет противостоять ослабление ответа на отбор. Признаки, основанные на жестких онтогенетических корреляциях, хуже поддаются отбору, чем признаки не столь жестко детерминированные эпигеномными взаимодействиями онтогенетического развития. В целом организация фенотипа, сформировавшаяся в процессе предшествующей эволюции, оказывает сильное влияние на эффективность отбора.

Не меньшее, если не большее значение имеет организация генотипа. Чем более полигенен отбираемый признак, тем дольше можно вести отбор в выбранном направлении. Однако, вышеприведенный опыт Л. З. Кайданова наглядно показывает, сколь сложно влияние отбора на генетическую изменчивость.

Еще три момента, влияющих на эффективность селекции, касаются отбора как такового. Чем жестче отбор, чем больше селекционный дифференциал, тем отбор эффективнее. В селекции домашних животных и культурных растений при индивидуальном отборе селекционный дифференциал доведен до предела распределения. Потомство получают от пары особей с наиболее выраженными селектируемыми признаками. Вторая особенность искусственного отбора, резко отличающая его от естественного, состоит в том, что он ведется по одному или немногим важным для селекции признакам. Однако, организм очень сложная и высоко интегрированная система. Поэтому, при отборе по одному признаку в его русло вовлекаются другие признаки, подвергающиеся соотбору и комплексы генов, определяющих соотбираемые признаки. Это приводит к тому, что очень трудно точно прогнозировать результаты отбора даже в строго контролируемых условиях эксперимента. Последнее, на что следует обратить внимание — соотношение искусственного и естественного отборов. Естественный отбор, обусловленный взаимодействиями подопытных организмов и особенностями их адаптаций, сформировавшимися в ходе предшествующей эволюции, присутствует и в условиях эксперимента. В зависимости от направления естественного отбора, он может либо способствовать, либо препятствовать селекции. Следует добавить, что искусственный отбор всегда ведется на ограниченных по численности и изолированных, то есть обменивающихся генами только внутри себя, группах организмов.

## Глава 5

# ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР

Причиной искусственного отбора является селекционер. Причиной естественного отбора являются, с одной стороны, экологические взаимодействия организмов, составляющих популяции видов, с другой — биологическая разнокачественность этих организмов — индивидуальная специфичность их реакций на факторы среды, обусловленные, в конечном счете, их генетической разнокачественностью. Как сказано выше, естественный отбор очень трудно изучать. Выжил ли организм потому, что случайно не подвергся действию элиминирующих факторов среды, или по причине своей высокой относительной приспособленности, обычно неизвестно. Как правило неизвестно и какими признаками обусловлена более высокая приспособленность этого организма. Организм, прошедший естественный отбор, то есть дифференциальное выживание, это организм, с которым ничего не произошло. Второй причиной, затрудняющей изучение естественного отбора, является многофакторность воздействий среды и поливариантность этих воздействий. Реакции организма на эти воздействия тоже не однозначны. Поэтому наиболее сильно действующий фактор среды, вызывающий элиминацию, далеко не всегда непосредственно определяет направление естественного отбора.

Примером может служить изучение воздействия хищника на популяцию сайгаков *Saiga tatarica* (Соколов и др., 1990). В этой работе было проведено сравнение сайгаков, отловленных борзыми собаками, служившими моделью воздействия хищника, и отстрелянных в процессе регуляции численности популяции. Надо отметить, что стрелкам было дано специальное указание элиминировать больных и травмированных животных. Борзые, несмотря на то, что скорость этих собак в броске может достигать 80 км/ч, далеко не всегда могут догнать сайгака. Из 246 напусков борзых удачными оказались всего 38. Выборку сайгаков, пойманных борзыми, сравнили с 40 сайгаками, добытыми отстрелом. При вскрытии животных оказалось, что все сайгаки, взятые борзыми, страдали от различных болезней или травм, тогда как у отстрелянных сайгаков патологии выявлены лишь в 31 % случаев. Результаты вскрытия сайгаков приведены на рис. 52. Из приведенного примера видно, что элиминирующим фактором был хищник, но отбор должен идти на резистентность сайгаков к различным заболеваниям. Уровень адаптации сайгаков к непосредственному воздействию хищника таков, что здоровая жертва ему недоступна.

Поэтому, даже выясняя причины элиминации или (и) составляя таблицы выживания, трудно выяснить факторы среды, определяющие направ-

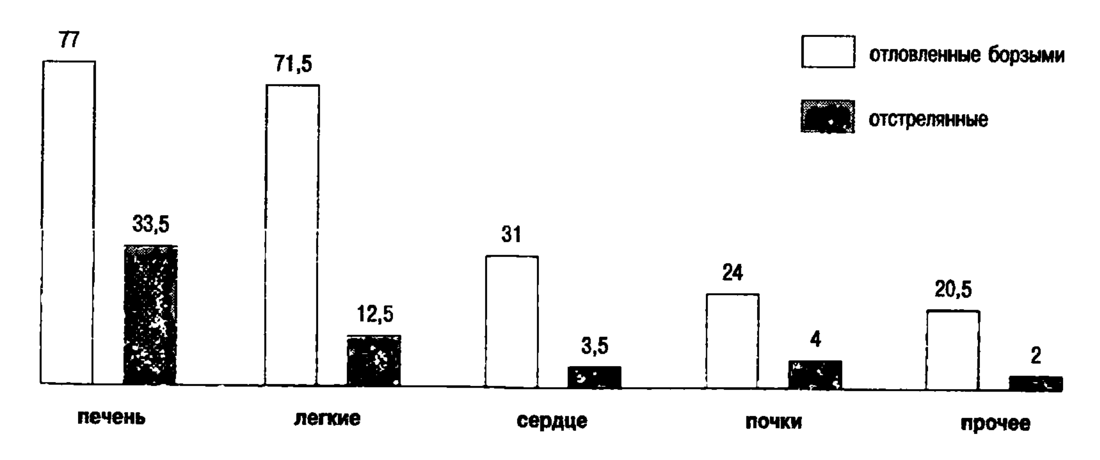



**Рис. 52.** Частота встречаемости патологических изменений внутренних органов у сайгаков (%) (по Соколову и др., 1990)

ление и интенсивность естественного отбора. Обычно действие естественного отбора реконструируют post factum, по его результатам, дополняя и проверяя эти реконструкции сравнительным анализом на других популяциях того же вида или на близких видах. Часто прибегают к натурным или (и) лабораторным экспериментам с целью восполнить пробелы в наблюдениях за популяциями в природе.

По вышеизложенным причинам, наглядных примеров естественного отбора очень немного. Большинство из них с той или иной степенью полноты описаны в учебниках. Здесь они будут повторены, за неимением более новых.

## 5.1. Механизм действия естественного отбора

Как и искусственный, естественный отбор идет по фенотипам, но отбираются генотипы. Однако, в отличие от искусственного отбора, естественный идет не по признакам, выбранным селекционером, а по приспособленности целостного организма на всех стадиях его онтогенеза. Разработанная на основе экспериментальных популяционно-генетических исследований, главным образом на дрозофиле, система компонентов приспособленности более или менее отражает ряд аспектов свойственных и ситуациям, наблюдаемым в природе. Поэтому такие компоненты, как жизнеспособность данной стадии онтогенеза, конкурентоспособность, плодовитость и т. п., можно использовать для анализа результатов естественного отбора. Однако, генетические изменения можно выявить только экспериментально.

### *Отбор по генетически жестко детерминированным признакам*

Наиболее известным и постоянно цитируемым примером естественного отбора является меланизм у березовой пяденицы *Biston betularia* в Великобритании. В 1735 г. на заводах Дерби впервые была проведена плавка чугуна не на древесном, а на каменном угле. За сто лет английская металлургическая промышленность выбросила в атмосферу столько копоти, что в лесах окрестностей Манчестера стали гибнуть лишайники, а кора деревьев почернела от копоти. В 1848 г. (по другим данным в 1850) в окрестностях Манчестера английскими энтомологами-любителями были пойманы первые экземпляры меланистической формы *Biston betularia*. Эта ночная бабочка проводит день на стволах деревьев. Окраска исходной формы *Biston betularia f. betularia* покровительственная. Она имитирует кору березы, заросшую лишайниками (рис. 53). Меланистическая форма *Biston betularia f. carbonaria* (угольница) в середине прошлого века была светлее современной, не черной, а темно-серой. За сто лет, с середины XIX до 50—70-х годов XX в., меланистическая форма стала угольно-черной. Однако, есть и темно-серая *Biston betularia f. insularia*. Параллельно с развитием тяжелой промышленности и вызванном ею задымлением лесов меланистическая и темно-серая формы распространились на Британских островах (рис. 54). Распространение меланистических форм отражает, с одной стороны, распределение промышленности, с другой — господствующее направление ветров. Западные ветры очищают воздух на побережье Великобритании.

В настоящее время три формы окраски ведут себя как серия аллелей, среди



Кора березы, заросшая лишайниками



Закопченная кора березы

**Рис. 53.** Березовые пяденицы Biston betularia f. betularia (светлая) и f. carbonaria (черная)

○ доля B.betularia betularia – белой

● доля B.betularia carbonaria – черной

● доля B.betularia insularia – серой

Размер кружка – величина выборки
Размер сектора – доля морфы

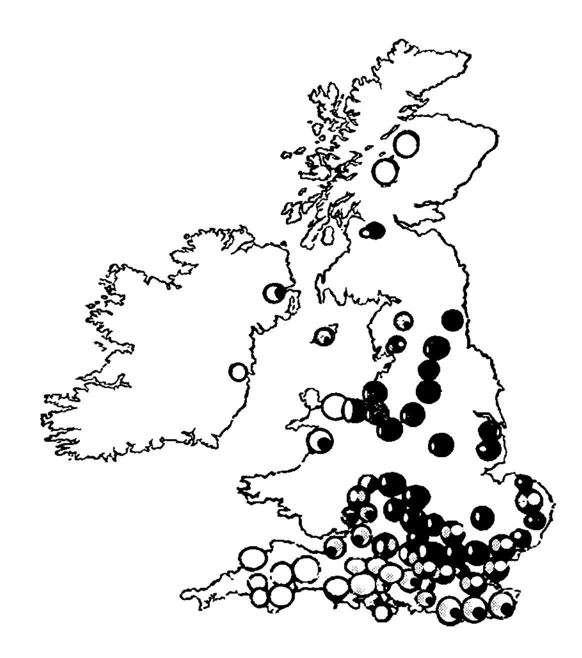


**Рис. 54.** Распространение морф Biston betularia на Британских островах (по Шепперду, 1970)

которых carbonaria доминирует над insularia, а insularia — над betularia. При скрещивании этих форм во втором поколении происходит простое менделевское расщепление 3:1. Вместе с тем показано, что меланистическая окраска сцеплена с рядом других признаков. Каждая форма активно выбирает субстрат для дневки, соответствующий ее окраске — сцепление с поведением. Есть указания на то, что меланизм влияет на физиологию бабочек, в частности, на термофильность.

Прямыми наблюдениями в природе и натурными экспериментами группы британских биологов, руководителем которых был Кетлуэл (Kettlewel) показано, что изменения в распространении меланистических форм были обусловлены тем, что насекомоядные птицы чаще склевывают бабочек, выделяющихся на фоне субстрата. Например, из выпущенных в закопченном лесу 50 меченых экземпляров carbonaria и 50 меченых betularia птицы съели 43 betularia и 15 carbonaria. В незагрязненном лесу из 200 меченых betularia и 200 carbonaria 5 видов насекомоядных птиц съели 164 carbonaria и всего 26 betularia.

Таким образом, за 100—150 лет сформировалась совершенно новая структура популяций березовой пяденицы Великобритании. Carbonaria преобладает в сильно задымленных лесах, insularia, концентрация которой никогда не превышает 30 % — в менее задымленных, betularia — в сохранивших свой первоначальный облик. Процесс изменения генофондов можно было бы

представить как простейшую модель популяционной генетики, рассчитав коэффициент отбора доминантного аллеля меланизма. Однако, эта модель не соответствовала бы истинной картине, так как само формирование меланистической окраски не было результатом доминантной мутации. Выше уже было сказано, что у меланистических бабочек, пойманных в середине XIX в., окраска была светлее, чем у современной carbonaria.

В эксперименте по скрещиванию carbonaria из Великобритании с betularia из Канады было показано, что в первом поколении окраска гибридов промежуточная, то есть доминирование меланизма не полное, так же как и рецессивность светлой окраски. Из этого опыта следует, что «ген» меланизма усиливал свою доминантность в процессе эволюции, а «ген» исходной окраски становился все более рецессивным. Этот процесс получил название эволюции доминантности. Под действием отбора комбинируются и становятся прочным нерасщепляющимся комплексом гены, усиливающие фенотипическое выражение и доминантность признака. Это и означает, что «ген» меланизма не единичный ген, а комплекс генов. Об этом же говорит и сцепленность окраски бабочек с поведением. «Гены», непосредственно не влияющие на окраску, были включены отбором в тот же нерасщепляющийся комплекс. Произошло сблочивание генов. Естественный отбор комбинировал гены, вовлекая в формирование адаптивных изменений фенотипа все те наследственные особенности отбираемых организмов, которые повышали их приспособленность. Другими словами, комбинирование генов под действием естественного отбора формирует материал для продолжения отбора в том же направлении.

Естественный отбор, как и искусственный, является векторизованным, направленным процессом. Точкой приложения вектора отбора, в первом приближении, можно считать тот признак, по которому он идет. Величина вектора характеризует интенсивность отбора, зависящую от его коэффициента. Направление вектора — направление отбора. В случае с березовой пяденицей направление вектора отбора и точка его приложения оставались неизменными с середины XIX в., что и привело к формированию транзитивного (переходного) полиморфизма британских популяций березовой пяденицы — постепенному уменьшению концентрации светлой морфы и увеличению концентрации меланистической морфы.

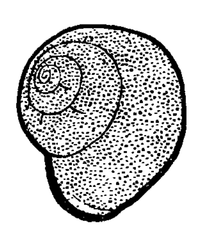
Однако, далеко не всегда естественный отбор приводит к направленным изменениям популяции. В случае циклического отбора, когда направление его вектора меняется на обратное, и в ряде других случаев (см. ниже), даже достаточно интенсивный отбор не приводит к транзитивному полиморфизму. Примером циклического отбора может служить отбор в популяциях сухопутной улитки *Cepea nemoralis* на юге Англии. Улитки малоподвижны, и их «колонии», существующие в разных биотопах, слабо обмениваются генами. Однако, в каждой группировке существует генетический полиморфизм

по цвету раковин и их полосатости. Раковины бывают желтыми, розовыми и коричневыми. У живых улиток сквозь тонкую раковину просвечивает зеленоватое тело моллюска, поэтому улитки с желтыми раковинами имеют зеленоватую окраску, а с розовыми — бурую. Полос на раковине может быть 5, 2 или 1. Есть раковины с депигментированными полосами и раковины без полос, с пигментированным или депигментированным устьем (рис. 55). Коричневые раковины доминантны по отношению к розовым, розовые доминантны по отношению к желтым. Отсутствие полос сцеплено с цветом раковины и доминантно по отношению к полосатости. Однополосые раковины доминантны относительно пятиполосых. Депигментированные полосы и устье рецессивны по отношению по всем полосатым формам. Отсутствие двух верхних полос доминирует по отношению к пятиполосым. Таким образом, окраску раковин контролирует сложная система аллелей. Этот полиморфизм существует у английских *Cepea nemoralis* с неолита, и служит хорошим примером сбалансированного устойчивого полиморфизма. Однако, Кейн и Шеппард (цит. по Шеппарду, 1970) обнаружили, что на юге Англии этот полиморфизм поддерживается отбором.

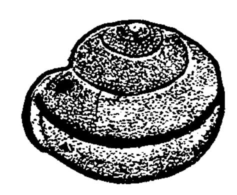
Под пологом букового леса, где земля покрыта бурыми опавшими листьями, преобладают коричневые и розовые бесполосые улитки. В кустар-



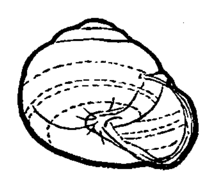
Желтая с пятью полосами и темной губой у входа



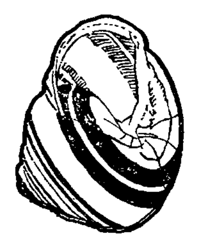
Розовая без полос с темной губой



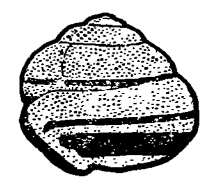
Коричневая с одной центральной полосой



Желтая с непигментированными губой и полосами, которые выглядят полупрозрачными



Желтая с пигментированными полосами и с непигментированной губой



Розовая без первых двух полос (присутствуют центральная и две нижних)

**Рис. 55.** Полиморфизм у Cepea nemoralis (по Шеппарду, 1970)

никах и на луговинах преобладают улитки с желтыми полосатыми раковинами. Дрозды *Turdus ericitorum* легче находят и поедают улиток, выделяющихся своей окраской на фоне субстрата. По расклеванным раковинам можно установить эффективность/неэффективность покровительственной окраски. Под пологом леса, в первую очередь, элиминируются желтые и полосатые раковины. В открытых биотопах ранней весной, когда травы еще нет, такие раковины также уничтожаются сильнее, до 43 %. Но по мере роста травы эта окраска приобретает покровительственное значение. Их доля в рационе дроздов сокращается до 14 %, а жертвами становятся, главным образом, розовые и бесполосые раковины. Таким образом, отбор хищником меняет свое направление по сезонам года, поддерживая преимущество то одной, то другой морфы. Картина, однако, осложняется тем, что улитки с бесполосыми раковинами более устойчивы к неблагоприятным абиотическим условиям. На холодных, обдуваемых ветром холмах, эта морфа преобладает. Поэтому желтая морфа встречается и под пологом леса.

Два приведенных примера естественного отбора не исчерпывают тех немногих случаев, когда этот процесс удалось проследить в действии. Однако, большинство исследований естественного отбора опирается на реконструкцию его по результатам. Выше был приведен пример такой реконструкции — адаптации полевицы *Agrostis tenius* к произрастанию на отвалах шахт, обогащенных солями тяжелых металлов. Другим примером подобной реконструкции, точнее множеством примеров, изученных у разных видов с разной степенью полноты, могут служить адаптации насекомых к действию пестицидов.

Первый пестицид ДДТ был разработан во время Второй мировой войны для борьбы с вшами в армии. В 50-х годах XX в. его начали применять для борьбы с вредителями сельского хозяйства, с переносчиками инфекций — мухами и комарами, с мошками и другими кровососущими насекомыми. Скоро выяснилось, что это и другие хлорорганические и фосфорорганические соединения быстро теряют свою эффективность. В экспериментах на дрозофиле и комнатной мухе *Musca domestica* было показано, что за 9 поколений отбора можно повысить устойчивость к ДДТ в 10 раз, а за 30 поколений сделать культуру мух полностью устойчивой к действию этого нейропаралитического препарата.

При применении инсектицидов в сельском хозяйстве картина сходная. Например, доза паратиона, применяющегося в Калифорнии для борьбы с ореховой тлей, за 7 лет была увеличена в 6 раз с 25 г на 100 л воды до 150 г /100 л воды. В Южно-Африканской Республике популяция интродуцированного вредителя — калифорнийской щитовки, за 9 лет стала полностью резистентной ко всем применявшимся для борьбы с ней фосфорорганическим соединениям. Рост числа вредителей сельского хозяйства, устойчивых к инсектицидам, показан на рис. 56.

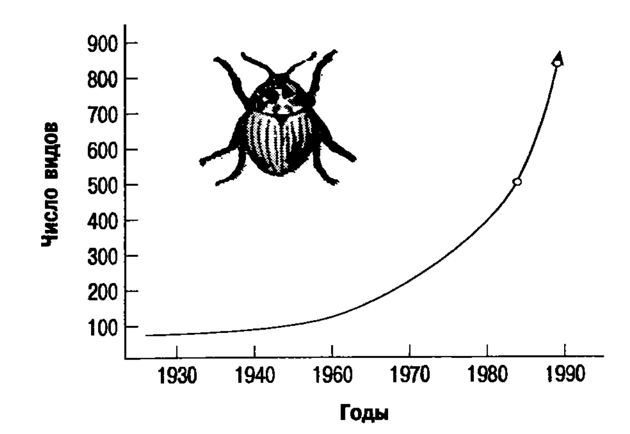



**Рис. 56.** Увеличение числа видов насекомых–вредителей сельского хозяйства, резистентных к пестицидам (по Федорову, Яблокову, 1999)

Высокие темпы эволюции резистентности насекомых обусловлены жесткостью отбора пестицидами. С одной стороны, все насекомые, подвергающиеся их воздействию в летальной дозе, гибнут. С другой стороны, при массовом применении невозможно добиться того, чтобы все особи обрабатываемой популяции получили летальную дозу. Применяют опрыскивание растворами и эмульсиями (аэрозолями), опыливание сухими порошками и протравливание семян. Даже при протравливании, при котором само семя служит приманкой для вредителя, эффект не бывает 100%. Например, при протравливании семян сахарной свеклы прометом и фурадоном гибель свекловичной крошки составляет 76,3—90,0%, проволочников — 82,1—87,0%, серого долгоносика — 55,4—59,2%, маревой щитовки — 35,1—63,7%. Как видно из приведенных цифр, селекционный дифференциал очень высок, а соответственно высока и скорость адаптации к каждому пестициду.

В ряде случаев известны и механизмы адаптации насекомых к инсектицидам. Так у комнатной мухи *Musca domestica* обнаружена мутация, примерно в 2 раза снижающая чувствительность ацетилхолинэстеразы к фосфорорганическим соединениям. У мух, гомозиготных по этой мутации, жизнеспособность в отсутствие пестицида существенно хуже, чем у дикого типа, так как сильно замедляется прохождение нервных импульсов через синапсы нейронов. Гетерозиготы более жизнеспособны. Однако, в присутствии инсектицида приспособленность мух, имеющих эту мутацию, резко увеличивается, так как они в 2 раза менее чувствительны к яду. Эта мутация дополняется рядом других адаптивных изменений. Утолщение кутикулы замедляет проникновение инсектицида в организм мухи. Инсектицид, проникший в организм, накапливается в жировых телах и депонируется там, так что на синапсы в каждый момент времени влияет его меньшая доза. Показано ферментативное разложение инсектицида в организме насе-

комых, приводящее к детоксикации, и выявлены 6 аллелей, ответственных за этот процесс, причем 2 из них эффективны сразу к нескольким фосфорорганическим соединениям.

Из примера антропогенной эволюции насекомых видно, что естественный отбор подхватывает любую изменчивость, снижающую элиминацию. Организм — целостная система. Поэтому он приспосабливается к изменениям условий существования не одним каким-либо признаком, а всеми признаками, снижающими смертность, даже от такого строго специфического воздействия, каковым является каждый новый инсектицид.

### *Отбор по признакам с широкой формой реакции*

Естественный отбор, идущий по пластичным признакам фенотипа, исследован очень мало. Можно привести всего два достаточно наглядных примера, относительно которых нет сомнений в том, что наблюдаемые изменения — следствия отбора по признакам с широкой нормой реакции. На рис. 57 изображены растения *Achiella lanulosa* из семейства сложноцветных, собранные на различной высоте в горах Сьерра-Невада и высаженные в ботаническом саду на уровне моря. Растения сохраняли свойственные им различия в высоте роста. Другими словами, их высота генетически

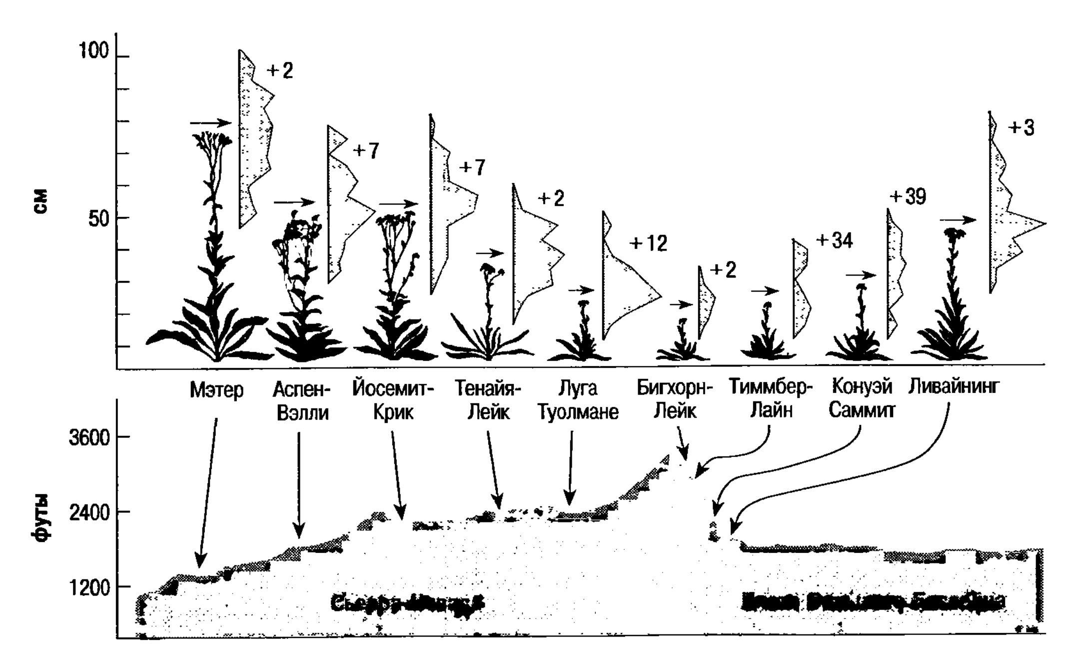



**Рис. 57.** Рост растений Achiella lanulosa, перенесенных на опытный участок с разных высот гор Сьерра-Невада. Полигонами обозначена изменчивость растений (из Эрлиха и Холма, 1966)

детерминирована. Однако, если растение разделяли на две части и высаживали одну половину на уровне моря, а другую в горах на средних высотах, то половина, выращенная в горах, была меньше половины, выращенной на уровне моря. Это доказывает, что рост *Achiella lanulosa* — признак, обладающий широкой нормой реакции. Из этих данных следует, что, по мере расселения в горах, растения этого вида реагировали на более жесткие условия среды уменьшением роста, а по мере их натурализации в этих условиях естественный отбор подхватывал те генетические изменения, которые более или менее жестко фиксировали средний рост растений, адаптивный для той высоты над уровнем моря, на которой они натурализовались.

Второй пример относится к горной адаптации лесной мыши *Apodemus silvaticus* на Кавказе, исследованной Калабуховым и Родионовым (1936). С подъемом в горы понижается парциальное давление кислорода, что компенсируется у млекопитающих увеличением количества эритроцитов и гемоглобина. На этом, в частности, основана горная адаптация альпинистов перед штурмом высокогорной вершины. Кавказский подвид лесной мыши *A. silvaticus ciscaucasicus* обитает в предкавказье (300 м над у. м.), а в горах распространен до высоты 1500—1800 м над у. м. Число эритроцитов горных популяций в среднем составляет 9539170 на 1 мм$^3$ крови, процент гемоглобина — 108,8 %. У равнинных популяций соответственно 8746407 и 97,0 %, то есть на 9—12 % ниже. При перемещении мышей с равнины в горы, к верхней границе их распространения, количество эритроцитов и гемоглобина у них повышалось, но оставалось на 3—4 % ниже, чем у горных мышей. Аналогично, при перемещении на равнину горных мышей, у них понижалось количество гемоглобина, но оставалось на 3—4 % выше, чем у равнинных.

Таким образом, при расселении в горы произошло смещение нормы реакции в сторону повышения количества гемоглобина и числа эритроцитов. Это смещение было фиксировано генетически, что позволяет утверждать наличие естественного отбора, приведшего к генокопированию модификационных изменений.

### *Действие системы векторов отбора*

Вышеприведенные данные о механизме действия естественного отбора относятся к влиянию единственного его вектора, идущего по одному признаку фенотипа. Однако, как следует из рассмотрения экологических основ эволюции, на каждый организм каждой популяции любого вида одновременно действует множество факторов среды. Следовательно, любая популяция как единица эволюции подвергается одновременному действию множества векторов естественного отбора. По-видимому, единственной попыткой рассмотреть эту ситуацию являются исследования А. С. Северцова с сотрудниками (Северцов, 1990, 1999) векторов естественного отбора, действующих в популяции травяной лягушки *Rana temporaria* в Подмосковье.

Среди группы видов бурых лягушек травяная является более плодовитым и наиболее рано размножающимся видом. Она нерестится в среднем на 10 дней раньше, чем ближайший к ней и симпатричный с ней на большей части ареалов вид — остромордая лягушка *Rana arvalis*. Нерест травяной лягушки начинается как только лед в нерестовых прудах отходит от берегов и образуются временные водоемы, заполняемые талыми водами в ямах, колеях и т. п. Часто можно видеть пришедших на нерест травяных лягушек и их икру подо льдом, намерзшим во время ночных заморозков. Нереститься раньше чем *Rana temporaria* невозможно. Все раннее развитие происходит в холодной воде с колебаниями температуры от 0 °C до +18 °C. Однако, продолжительность эмбриогенеза травяной лягушки не больше, чем у остромордой, эмбриогенез которой происходит при температуре не ниже +8 °C.

Плодовитость травяной лягушки выше, чем остромордой. Модальное число икринок в кладке *R. temporaria* 1800 (lim 700—6700 икр.). У *R. arvalis* — 1100 (lim 280—2100 шт.). Более высокая плодовитость травяной лягушки объясняется тем, что она нерестится во время половодья. Когда сходят талые воды, массы икры или(и) вылупившихся головастиков гибнут. В не пересыхающих водоемах гибнет около 15 % икры, во временных лужах — практически вся икра. В результате, в популяции травяной лягушки существует довольно мощный вектор отбора на увеличение плодовитости. Это направление отбора — наиболее простой способ компенсировать случайную гибель. Наличие его у травяной лягушки было показано не только нашими работами, но и С. С. Шварцем (Шварц и др., 1976). Высокой плодовитостью травяной лягушки обусловлены ее относительно крупные размеры. Длина тела этого вида в Подмосковье 79,67 ± 0,57 мм. У остромордой лягушки 54,67 ± 0,79 мм, т. е. на 25 мм меньше. Чем крупнее лягушка, тем больше в самке икры.

Возникает вопрос, почему отбор на плодовитость не приводит к ее дальнейшему увеличению и коррелятивному увеличению размеров тела? Вид *Rana temporaria* известен с конца плиоцена, и с тех пор он стабилен. Дело в том, что существует система векторов естественного отбора, препятствующих отбору на плодовитость. Как уже сказано, травяные лягушки нерестятся в очень холодной воде. Они выбирают для откладывания икры наиболее прогретые солнцем участки прибрежья. В этих точках откладывается основная масса икры. Кладки образуют столь плотные скопления, что они слипаются между собой. Это имеет адаптивное значение. Маты из кладок аккумулируют тепло, так что температура внутри них всегда на 1—3 °C выше, чем температура воды. У остромордой лягушки скопления икры более рыхлые.

Однако, чем больше скопления икры, тем выше эмбриональная смертность, вызываемая гипоксией. Масса икры затрудняет диффузию кислоро-

да. В результате от гипоксии гибнет 20—30 % эмбрионов. Иногда эмбриональная смертность достигает 70 %. Отбор на снижение чувствительности к гипоксии у *Rana temporaria* несомненно шел. Ее икра существенно слабее реагирует на недостаток кислорода, чем икра *Rana arvalis*. Однако, этот вектор отбора не привел к сколько-нибудь существенному уменьшению эмбриональной смертности. Дело в том, что увеличение выживаемости эмбрионов влечет за собой увеличение смертности на постэмбриональных стадиях развития. С момента вылупления головастиков начинает действовать вызванный экзометаболитами эффект группы (см. выше). Особенно сильно он проявляется пока еще не вполне сформированные головастики находятся в течение примерно 5 дней на оболочках покинутой ими икры. За это время гибнет 30 % и более от числа вылупившихся головастиков. Как и в случае эмбриональной смертности можно утверждать, что у травяной лягушки шел отбор на снижение чувствительности к эффекту группы.

В эксперименте смертность остромордой лягушки при одинаковом повышении плотности населения головастиков примерно на 20 % выше, чем у травяной. То, что эффект группы — признак, выработанный под действием отбора, доказывается тем, что у популяции травяной лягушки, обитающей на Соловецких островах Белого моря, этот эффект выражен очень слабо. В этой малочисленной популяции, существующей вблизи северной границы ареала вида, нет крупных скоплений икры, и эффект группы, являющийся адаптацией, снижающей смертность сеголеток (см. ниже), отсутствует.

Эффект группы продолжает действовать и после того, как выжившие повзрослевшие головастики покидают места нереста и расплываются по водоему. Для завершения метаморфоза за время личиночного развития они должны набрать определенную сумму температур, порядка 2000°. Для этого головастики собираются на наиболее прогреваемых солнцем мелководьях. В скоплениях, часто включающих почти все население пруда, продолжает действовать эффект группы, приводящий к дальнейшей гибели и дифференциации выживших по темпам роста и развития.

Против эффекта группы действует вектор отбора, обусловленный двумя экологическими факторами. Чем дольше головастики находятся в водоеме, тем больше вероятность их гибели от хищников: личинок крупных стрекоз, личинок жуков-плавунцов, тритонов, мелких карасей и ротанов-головешек. Дольше остаются в водоеме головастики, отставшие в своем росте и развитии. Они же более доступны в качестве добычи хищным личинкам насекомых. Поэтому хищники стимулируют отбор на ускорение онтогенеза, против действия эффекта группы. Аналогичное действие оказывают низкие температуры. Головастики, не набравшие нужной суммы температур, не успевают метаморфизировать и гибнут при осеннем похолодании. В результате метаморфоз завершают от 0,6 до 6 % особей от начальной численности генерации.

Таким образом, эффект группы, существующий в подмосковных популяциях *Rana temporaria* и в большинстве других популяций этого вида, является причиной и высокой смертности на всех предметаморфозных стадиях онтогенеза, и неэффективности ряда векторов отбора, которые, в принципе, могли бы привести к уменьшению эмбриональной, постэмбриональной и личиночной смертности. Возникает вопрос, чем обусловлен отбор на поддержание эффекта группы? То, что этот эффект поддерживается отбором, доказывается, как сказано выше, очень низкой чувствительностью к экзометаболитам у головастиков соловецкой популяции.

Эффект группы не только вызывает смертность. Он дифференцирует выживших головастиков по темпам онтогенеза. В отсутствие этого эффекта, все головастики метаморфизировали бы и покидали водоем почти одновременно, за то же время, которое длится нерест травяной лягушки, а он, в зависимости от погоды и условий водоема, длится от двух до 11 дней. На самом деле метаморфоз генерации и выход сеголеток на сушу и у травяной, и у остромордой лягушек продолжается от одного до двух месяцев, в зависимости от водоема и погоды. Метаморфоз генерации, столь растянутый по времени, под действием эффекта группы, существенно в 5 раз снижает плотность населения сеголеток вблизи водоема в каждый день их выхода на сушу. Особенно это важно в середине периода выхода сеголеток на сушу, приходящемся на средние размеры метаморфизирующих животных.

Увеличение времени метаморфоза генерации (у каждой особи он заканчивается за 4—5 дней) имеет большое адаптивное значение. Только что метаморфизировавшие сеголетки представляют собой обильный и легко доступный источник пищи для многих хищников. Их поедают вороны, галки, поползни, зеленые (прудовая и озерная) лягушки, гребенчатые тритоны, крупные пауки. Но основным потребителем сеголеток являются землеройки.

Смертность сеголеток зависит от их плотности вблизи берега водоема. Она увеличивается по мере нарастания числа сеголеток, покидающих водоем в единицу времени и снижается к концу метаморфоза генерации. За первые две недели существования на суше гибнет до 70 % сеголеток. Если бы не было эффекта группы у головастиков, плотность сеголеток во время выхода их на сушу была бы примерно в 5 раз выше, чем это наблюдается. Соответственно, в 5 раз выше была бы и их смертность. Таким образом, элиминация хищниками сеголеток является причиной естественного отбора на сохранение чувствительности головастиков к эффекту группы, а эффект группы препятствует всем векторам отбора, направленным на адаптацию предшествующих стадий онтогенеза. Схематически сказанное представлено на рис. 58.

Таким образом, контрбаланс векторов движущего отбора препятствует прогрессивной эволюции *Rana temporaria*. Несмотря на интенсивную

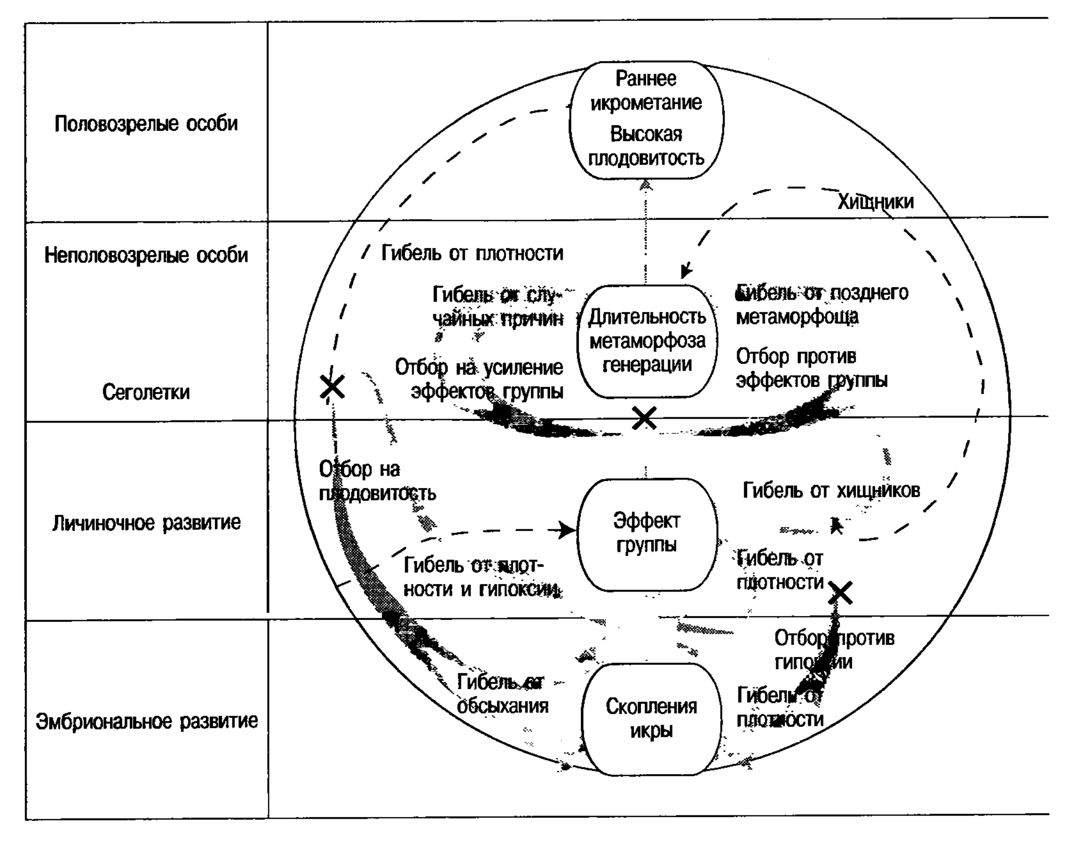



**Рис. 58.** Контрбаланс векторов движущего отбора, стабилизирующих подмосковную популяцию Rana temporaria (по Северцову, 1990)

элиминацию (до половой зрелости доживает не более 0,1 % от количества икры), вид существует в неизменном, фенотипически узнаваемом состоянии с конца плиоцена.

В литературе существует довольно значительное число данных, указывающих на то, что противодействие (контрбаланс) векторов движущего отбора служит причиной стабилизации признаков. Наиболее известным среди них является отбор по числу яиц в кладке у воробьиных птиц (Лэк, 1957). Отбор на плодовитость все время стремится увеличить количество яиц, но этому препятствует трудность выкармливания многочисленного выводка, обуславливающая отбор на уменьшение плодовитости. В результате, плодовитость каждого вида более или менее постоянна.

Длительное существование видов в природе — факт хорошо известный палеонтологам. Средняя продолжительность существования вида у млеко-

питающих 1,2 • $10^6$ лет. У двустворчатых моллюсков — 7 • $10^6$ лет. Быстрой эволюцией считаются случаи, когда продолжительность существования вида до вымирания и смены его в палеонтологической летописи другим (другими) близкими видами меньше $10^6$ лет. Так у меловых аммонитов ряда Baculites существование вида продолжалось в среднем 0,5 • $10^6$ лет, у примитивных третичных копытных *Hypsodus* (Condilartra) 0,3—0,7 • $10^6$ лет, у примитивных приматов *Pelicodus* 1 • $10^6$ лет.

Из сказанного следует, что обусловленная контрбалансом векторов отбора эволюционная стабилизация — нормальное явление. Элиминация происходит постоянно, следовательно, естественный отбор тоже действует постоянно, а виды сохраняют свой фенотипический облик. Отсюда возникает вопрос: в каких случаях происходит прогрессивная эволюция, то есть возникают новые адаптации, приводящие, в конечном итоге, к видообразованию?

Для возникновения отбора на формирование новых адаптаций либо должен возникнуть новый, несбалансированный вектор отбора, либо контрбаланс существующих векторов должен быть нарушен и какой-то (какие-то) из них окажется не сбалансированным. Первая ситуация проиллюстрирована вышеприведенными примерами отбора. Промышленный меланизм у березовой пяденицы вызван возникновением нового вектора отбора на адаптацию к загрязнению лесов. Отбор на резистентность к пестицидам вызван применением этих препаратов. Второй случай — нарушение существующего контрбаланса — иллюстрируют горные адаптации *Achiella lanulosa* и *Apodemus silvaticus*. Столкновение с новыми условиями среды, по мере расселения в горы, стимулировало утрату баланса сложившихся адаптаций.

Более четко этот случай нарушения контрбаланса иллюстрирует почти полная утрата чувствительности к эффекту группы популяцией *Rana temporaria* на Соловецких островах Белого моря. Соловецкие острова лежат на 65° с. ш., и их климат более суров, чем в Подмосковье. Период без заморозков примерно на 20 дней короче. Лягушки соловецкой популяции мельче, их размеры примерно соответствуют размерам *R. arvalis*. Кладки икры тоже маленькие, в среднем 500 икринок (lim 106—990 шт.), а икрометание из-за частого возврата холодов растянуто со второй половины мая до конца первой декады июня, то есть занимает 2—3 недели. Икра не образует скоплений. Плотность населения головастиков невелика. Смертность сеголеток низкая, а продолжительность нагула до ухода на зимовку ограничена ранними осенними холодами. В результате, эффект группы утратил свое адаптивное значение, отбор на ускорение темпов онтогенеза, обусловленный суровым климатом, сохранился, а чувствительность к эффекту группы была утрачена.

Геологическая история Соловецких островов позволяет предположить, что своеобразный облик этой популяции сформировался примерно за 5 тыс. лет, то есть за 1500—1600 поколений, считая, что половой зрелости травяная лягушка достигает обычно в возрасте 3 лет.

Подводя итоги описанию механизма действия естественного отбора, надо подчеркнуть, что в каждом конкретном случае он приводит к сложным и, часто, трудно интерпретируемым перестройкам генотипов организмов. Эти перестройки выражаются в формировании комплексов генов, обеспечивающих формирование в чреде поколений адаптивных признаков фенотипа и прогрессивном развитии этих признаков по мере изменения условий среды.

Одновременно происходят процессы, превращающие первично рецессивные мутационные изменения в комплексы доминантных генов — генетическую норму — «дикий тип», происходит эволюция доминантности. Параллельно с ней идет формирование блоков генов. Их комплекс, обеспечивающий адаптацию, становится единым «супергеном» и перестает расщепляться при скрещиваниях. Таким образом, естественный отбор, комбинируя гены в чреде поколений, создает материал для отбора в каждом следующем поколении. Он вовлекает в русло адаптивных изменений генотипа все новые варианты генов, одновременно отсекая через элиминацию или устранение от размножения все, что не может быть вовлечено в поток адаптивных преобразований генотипов. На фенотипическом уровне этот процесс выражается в возникновении и прогрессивном развитии адаптивных признаков.

В этом выражается, так называемая, «творческая роль естественного отбора». Действительно, генетическая изменчивость, как таковая, может создать только разнообразие генотипов, но не новые адаптации. Напротив, мутации, если они не нейтральны, проявляясь в фенотипе, разрушали бы уже существующие адаптации, что, по мнению И. И. Шмальгаузена, и происходит при бесконтрольном накоплении мутаций в процессе редукции признаков, утративших свое адаптивное значение. Одним из примеров этого процесса может служить возникновение пегой окраски шерсти у домашних животных по сравнению с их дикими сородичами, всегда имеющими покровительственную окраску. Домашним животным, охраняемым человеком, не нужна покровительственная окраска. Комплексы генов, ее определяющих, разрушаются, и, если не ведется специальная селекция на окраску шерсти, возникает случайное распределение по поверхности тела белых и пигментированных участков шерсти. Известно очень мало примеров возникновения пегой окраски у диких млекопитающих. В частности, она возникает на хвосте, бедрах и лапах у африканских гиеновых собак *Lycaon pictus*, однако, и в данном случае, части тела с пегой шерстью в естественных условиях африканской саванны не мешают скрадыванию жертвы или уклонению от встречи с более сильными хищниками.

Из сказанного следует, что творческая роль естественного отбора — это тот аспект его действия, который определяет прогрессивную эволюцию. Можно сказать, что творческая роль отбора проявляется в том, что из хаоса неопределенной изменчивости он создает новые адаптации.

Однако, как видно из примера с циклическим отбором, у *Cepea nemoralis* и из описания контрбаланса векторов движущего отбора, естественный отбор далеко не всегда приводит к выработке новых адаптаций. Он только поддерживает уже существующую адаптационную структуру популяции. В этом проявляется поддерживающая роль естественного отбора, не позволяющая изменчивости разрушить уже существующие приспособления. Поддерживающая роль свойственна и отбору, приводящему к возникновению новых признаков. Лучше всего этот аспект выражает фундаментальная теорема естественного отбора. Он действительно не может идти по пути снижения приспособленности. Вместе с тем, надо учитывать, что в процессе борьбы за существование оценивается приспособленность целостного организма на всех стадиях его онтогенеза. Поэтому приспособленность тех или иных признаков может и понижаться в тех случаях, когда это понижение перекрывается увеличением приспособленности других признаков. Например у самок травяной лягушки отношение длины задних ног к длине тела составляет в среднем 1,76, тогда как у самцов этого вида оно составляет 1,83. Самцы, следовательно, прыгают лучше самок, что важно и при добывании корма и при избегании опасности. Однако, худшая подвижность более относительно длиннотелых самок, обусловленная необходимостью выметывания большого количества икры, компенсируется адаптивностью плодовитости. Аналогично, половой диморфизм окраски оперения у многих птиц означает большую заметность для хищников ярко окрашенных самцов по сравнению с самками, имеющими покровительственную окраску. Однако, окраска оперения самцов сцеплена с их половой активностью. Повышение вероятности успешного размножения компенсирует и перекрывает неблагоприятный эффект демаскирующего оперения.

Последний эффект естественного отбора, оказывающий существенное влияние на процесс эволюции, называется распределяющей ролью. Среда обитания любого вида дисперсна. В одних точках ареала она более благоприятна, в других — менее. В более благоприятных условиях выживание будет преобладать над элиминацией, в неблагоприятных, напротив — элиминация над выживанием. С этих позиций можно говорить о том, что естественный отбор распределяет организмы вида по поверхности Земли, формируя популяции. Другими словами, популяция — элементарная единица эволюции является, в значительной степени, следствием действия отбора. Наиболее отчетливо этот подход проявляется в представлении об отборе местообитанием (Habitate selection), ситуации, когда те или иные морфы и (или) популяции занимают те местообитания, которые лучше соответствуют их адаптивным особенностям.

Примером такого распределения могут служить три морфы трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*, обитающие в пресноводных, морских и опресненных водоемах побережья Белого моря (Зюганов, 1982). Три морфы

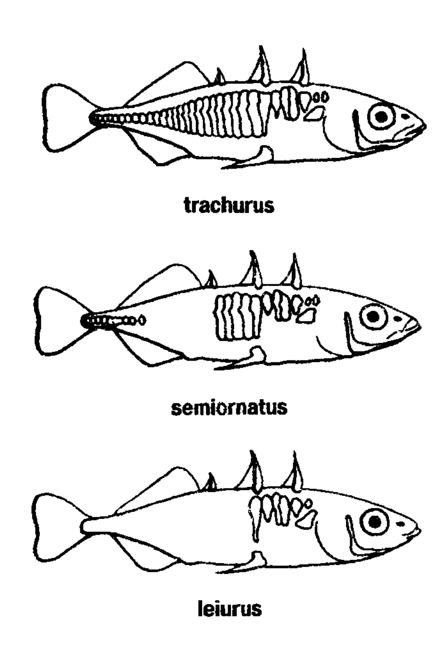



**Рис. 59.** Морфы трехиглой колюшки Gasterosteus aculeatus (из Зюганова, 1982)

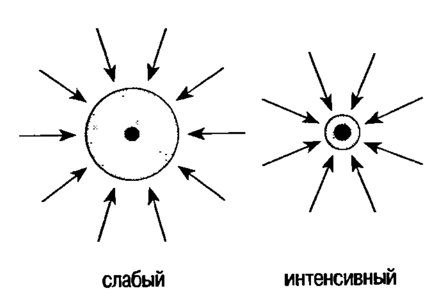
этого вида (рис. 59) различаются числом боковых щитков. У формы trachurus щитки образуют непрерывный ряд, переходящий в боковой киль стебля хвоста, у semiornatus этот ряд прерван. У leiurus есть только щитки передней части тела. Морфы генетически детерминированы по меньшей мере двумя диаллельными генами. Trachurus живут в морской воде с соленостью 26—28 ‰, semiornatus — в опресненной, порядка 18 ‰, leiurus — в пресной. При искусственном заселении формой trachurus пресноводных водоемов, ранее не заселенных колюшкой, происходит расщепление, появляются формы leiurus и semiornatus и постепенно форма leiurus вытесняет две другие. Это обусловлено тем, что в пресной воде сперматозоиды leiurus более активны, чем сперматозоиды trachurus. В морской же воде, напротив, оплодотворение икры сперматозоидами trachurus более эффективно.

Таким образом, именно естественный отбор является тем фактором, который обуславливает распределение морф по градиенту солености.

## 5.2. Формы естественного отбора

Анализ темпов изменения различных признаков организмов в процессе эволюции привел И. И. Шмальгаузена в СССР и Дж. Симпсона в США независимо и почти одновременно к различению нескольких форм естественного отбора. Шмальгаузен в статьях 1936—1940 гг. и затем в книге «Факторы эволюции, теория стабилизирующего отбора» (1946) выделил две формы: стабилизирующую, охраняющую признаки, адаптивное значение которых остается неизменным, и движущую, формирующую новые адаптации. Дж. Симпсон в 1944 гг. издал книгу «Темпы и формы эволюции» (переведена на русский в 1948 г.), в которой пришел к представлению о четырех формах отбора: центростремительном (=стабилизирующий), центробежном, при котором увеличивается разнообразие вариантов организации, дизруптивном — разрывающем популяцию, и движущем (рис. 60). В 50-х—70-х годах Ф. Г. Добжанский на основе изучения генетической изменчивости популяций ряда видов дрозофилы создал концепцию балансирующего

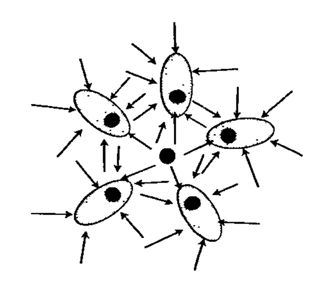
**Центростремительный = стабилизирующий**




**Центробежный = разнообразящий**




**Центростремительный + Центробежный = раздробляющий = дизруптивный**



**Центростремительный компонент + Линейиый компонент = равнодействующая = движущий**

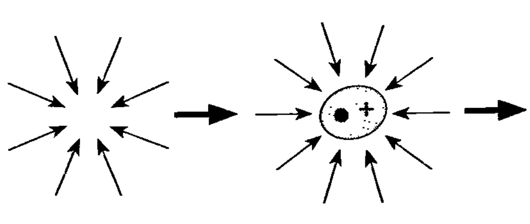



**Рис. 60.** Формы естественного отбора по Дж. Симпсону. Направление и величина стрелок обозначают «давление» отбора. Заштрихованные области соответствуют амплитуде изменчивости, фактически наблюдаемой в популяции (из Симпсона, 1948)

отбора, показав несостоятельность отбора дизруптивного. Поэтому ниже рассмотрены три основные формы отбора: стабилизирующий (термин принят в мировой литературе), балансирующий и движущий.

Нетрудно заметить, что каждой из этих трех форм соответствует определенное соотношение признаков организма и среды. При стабилизирующем отборе это соотношение остается неизменным. При балансирующем отборе условия среды колеблются и отбор балансирует, уравновешивает соотношение адаптации и среды. При движущем отборе среда меняется направленно и формируются новые адаптации.

Эти три формы отбора хорошо согласуются с представлением об эволюции как авторегуляторном процессе. При движущем отборе регулятор — биогеоценоз изменяется, и действует положительная обратная связь. При стабилизирующем отборе среда остается постоянной и действует отрицательная обратная связь. При балансирующем отборе в регуляторе

возникают возмущения и популяция должна адаптироваться к этим возмущениям, другими словами, действует то положительная, то отрицательная обратная связь.

### *Движущий отбор*

Все вышеприведенные примеры естественного отбора относятся к его движущей форме. Они характеризуют процессы формирования новых адаптаций. Движущий отбор продолжается по признаку до тех пор, пока не сформируется такое его значение, которое прекратит элиминацию, обусловленную недостаточной адаптивной ценностью этого признака, то есть коэффициент отбора не станет равным нулю. Это может произойти относительно быстро. Утрата чувствительности к эффекту группы у головастиков соловецкой популяции *Rana temporaria* произошла, как сказано выше, за 1500—1600 поколений. Однако, движущий отбор может продолжаться и очень долго. Например, эволюция конечностей непарнокопытных от пятипалого *Palaeotherium* до современной лошади продолжалась около 50 млн лет. Подобные случаи длительного движущего отбора, непрерывно продолжающегося в серии видов, последовательно сменяющих друг друга в филогенетическом ряду, называется ортоселекцией.

Эффективность движущего отбора снижают, главным образом, два фактора: первый из них — ситуация trade off, когда отбору препятствует усиление элиминации по другим признакам фенотипа и тесно связанный с этой ситуацией контрбаланс векторов движущего отбора. Вторым фактором, определяющим продолжительность действия движущего отбора, является продолжительность направленного изменения среды. Примером такой ситуации служит эволюция конечностей в ряду предков современной лошади, обусловленная иссушением климата и вызванным им возникновением обширных пространств, покрытых травянистой растительностью — саванн, степей, прерий.

### *Стабилизирующий отбор*

Стабилизирующий отбор происходит в тех случаях, когда признак сохраняет свое адаптивное значение, то есть его функциональное соотношение со средой остается неизменным. При этом в каждом поколении элиминируются любые уклонения, нарушающие адаптивность признака, причем симметрично и в левой и в правой частях распределения его изменчивости (рис. 61). Сохраняется, проходит отбор, только популяционная норма. Поскольку стабилизирующий отбор действует против генетической изменчивости, в чреде поколений лимиты распределения должны сближаться, а эксцесс — увеличиваться, так как все большее число особей популяции будут обладать признаком, близким к статистически среднему его выражению. С этих позиций справедливо представление Симпсона

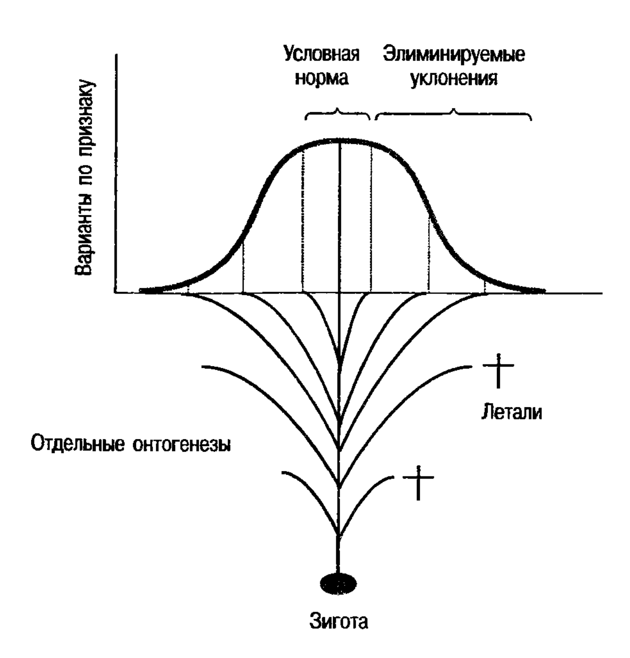



**Рис. 61.** Схематическое изображение стабилизирующего отбора (по Шмальгаузену, 1969)

о центростремительном отборе. Однако, увеличение или не увеличение эксцесса зависит от жесткости отбора (селекционного дифференциала), его продолжительности и изменчивости признака. При широкой норме реакции и (или) высокой комбинативной генетической изменчивости распределение может оставаться неизменным. Такой стабилизирующий отбор называется нормализующим. Он сохраняет уже существующую популяционную норму по отбираемому признаку.

Примеров более или менее стабильных признаков генотипа, поддерживаемых стабилизирующим отбором, очень много. Открыв любой определитель животных или растений, можно легко найти множество количественных признаков, различающих близкие виды или подвиды. Для вида подобные признаки константны, хотя и обладают изменчивостью. Например, у полевого конька *Anthus campestruis* (Passeriformes) длина крыла у самцов колеблется в пределах 82—97 мм, а у лесного конька *A. trivialis* 81—91 мм. У самок соответственно 77—96 мм и 79—99 мм. У шемаи *Chalcalburnus chaloides*, живущей в реках бассейна Каспийского моря от Урала до Куры в боковой линии 60—73 чешуи, у подвида этого вида *Ch. ch. schischkovi*, обитающего в реках бассейна Черного моря от Кубани до Буга в боковой линии 61—68 чешуй, у подвида *Ch. ch. danubicus*, обитающего в Дунае 52—72 чешуи.

При стабилизирующем отборе по признакам с широкой нормой реакции происходит фиксирование модификаций. Согласно представлениям Шмальгаузена, при столкновении вида (популяции) с новыми условиями существования пластичные признаки фенотипа модифицируются соответственно этим условиям. Затем, под действием стабилизирующего отбора, происходит генокопирование. Накапливаются комбинации генов, фиксирующие адаптивное выражение нормы реакции. Все уклонения от этого выражения элиминируются.

Возможно, примером такой фиксации могут служить различия между тремя видами инфузорий, обитающих в лиманах Черного моря в окрестностях Одессы. Согласно Г. Ф. Гаузе (1984), *Euplotes patella* живет в пресной воде. Длина тела этого вида 120—130 мкм. В солоноватой воде, соленость до 2,5 %, обитает *E. vannus*. У этого вида длина тела около 110 мкм. В воде с соленостью 4 % обитает самый мелкий вид *E. elegans*. Длина его тела около 65 мкм. Основываясь на данных Гаузе, согласно которым, при отборе клонов *E. vannus* на адаптацию к повышению солености до 5 %, размеры отобранных инфузорий значительно меньше, чем у *E. elegans* (27,7 мкм против 110 мкм), можно предположить, что адаптация этого вида к 4 % солености происходила по схеме Шмальгаузена, а не путем отбора на расширение нормы реакции. Поскольку соленость лиманов колеблется вокруг среднего значения, в зависимости от количества осадков и скорости испарения, нельзя предполагать и генокопирование модификации под действием движущего отбора, как у лесной мыши на Кавказе.

Таким образом стабилизирующий отбор ответственен за сохранение адаптаций в чреде поколений. Это особенно ярко проявляется для признаков глубоких уровней организации: молекулярного, клеточного, тканевого. Например, гемоглобин свойственен очень многим беспозвоночным животным и всем хордовым. Как сказано в главе 1, структура гемоглобина подвержена мутационной изменчивости. Уже из этого можно заключить, что эта структура сохраняется стабилизирующим отбором уже около 500 млн лет. Однако, есть и более яркое подтверждение. В Антарктике существует семейство костистых рыб — белокровок Chaenichthiidae из отряда нототениевых. Один из видов этого семейства, белокровка щуковидная *Chaniptocephalus gunnari* продается в Москве под названием «ледяная рыба». Семейство получило название белокровок за то, что у этих рыб нет гемоглобина. В холодных и богатых кислородом антарктических водах организму рыбы достаточно кислорода, растворенного в плазме крови. Стабилизирующий отбор, охранявший гемоглобин, прекратился и этот белковый комплекс редуцировался.

Другим примером длительного действия стабилизирующего отбора может служить число пальцев конечностей наземных позвоночных. Пятипалая конечность сформировалась во второй половине девонского

периода. У двух наиболее примитивных из ныне известных девонских амфибий число пальцев различается. У *Ichthyostega* их уже пять, у *Tulaeherpeton* их еще 7. Известны, в том числе и у человека, мутации полидактилии — формирования дополнительных пальцев и анеудактилии — уменьшения числа пальцев. Возможность изменения числа пальцев под действием движущего отбора доказывает существование копытных, ленивцев и других таксонов с измененным числом пальцев. Однако, во многих других таксонах пятипалость сохранялась, оберегаемая стабилизирующим отбором.

Нередко можно прочесть указание на то, что стабилизирующий отбор ответственен не только за сохранение отдельных признаков, но и целых видов. Выше приведены некоторые данные по средней продолжительности существования видов разных таксонов. Количество подобных данных ограничено, так как неполнота палеонтологической летописи не позволяет четко датировать или просто выяснить продолжительность существования большинства видов животных и растений. Однако, известно некоторое количество видов и родов, существующих десятками и сотнями миллионов лет. Среди этих «живых ископаемых», то есть персистентных видов обычно называют гаттерию *Rhynocephalus (Sphenodon) punctatus* из Новой Зеландии. Однако, эта примитивная рептилия в ископаемом состоянии неизвестна. Ближайший к ней, но другой вид существовал в Триасе. Один из наиболее примитивных представителей членистоногих, близкий родственник силурийских трилобитов, мечехвост *Limulus polyphemus* известен палеонтологам с Юрского периода. Малая комнатная муха *Fannia canicularia* была найдена в балтийском янтаре (эоцен). Нильский крокодил *Crocodilus niloticus* существовал в меловом периоде и т. д.

За столь длительные периоды времени, как и за среднее время существования вида, то есть за сотни тысяч — первые миллионы лет среда обитания, т. е. экологическая ниша вида не могла не измениться. Поэтому очень трудно предположить, что стабилизирующий отбор действует столь долго на все признаки организации особей вида. С другой стороны, выше показано, что контрбаланс векторов движущего отбора ответственен за эволюционную стабилизацию — неизменность популяций и видов. Возникает вопрос о соотношении двух селекционных механизмов, ответственных за то, что эволюция, сохраняя адаптации, не ведет к преобразованию организации. Ответ на этот вопрос состоит в том, что контрбаланс векторов движущего отбора, сохраняя соотношение организации вида и среды его обитания, создает условия для действия стабилизирующего отбора. Действительно, при колебаниях условий существования усиливается то одно, то другое направление отбора, но это приводит к усилению противоположного (противоположных) направлений отбора. В результате признак остается неизменным, что и обеспечивает действие стабилизирующего отбора.

Вторым и, может быть, более важным аспектом действия стабилизирующего отбора является его влияние на онтогенез — канализирующий эффект. Охраняя уже существующие адаптации, стабилизирующий отбор не препятствует накоплению генетической изменчивости, не влияющей на фенотипическое выражение дефинитивного признака, на который он действует. Эта изменчивость имеет двоякое значение. Во-первых, часть ее имеет псевдонейтральный характер, так как она не влияет на нормальное развитие признака, будучи подавлена эпигеномными морфологическими корреляциями. Другая часть влияет на онтогенез признака. Если она нарушает его дефинитивное выражение, она элиминируется. В результате, стабилизирующий отбор подхватывает ту генетическую изменчивость, которая совершенствует процессы онтогенеза как такового, не меняя их конечного результата. Другими словами, стабилизирующий отбор ответственен за возникновение и дальнейшее совершенствование эпигеномных морфогенетических корреляций — креодов онтогенеза.

Примеров, которые непосредственно доказывали бы формирование морфогенетических зависимостей, почти нет. Здесь приведен один из них, относящийся к морфогенезу хоаны (внутренней ноздри) у хвостатых амфибий (Медведева, 1975). У всех этих животных развитие ноздри происходит из двух закладок. На поверхности тела выделяется обонятельная плакода — участок эктодермы, который затем прогибается внутрь тела, образуя обонятельный мешочек. Сама эктодерма превращается в обонятельный эпителий. Из дна обонятельного мешка назад и вниз развивается хоанальный вырост. Навстречу ему из крыши головного отдела первичной кишки растет зачаток хоаны. Когда оба выроста встречаются, между ними прорывается отверстие и возникает хоана. Если удалить обонятельную плакоду у представителей примитивного семейства Hynobiidae (*Ranodon sibiricus* или *Salamandrella keyserlingii*), хоанальный вырост первичной кишки развивается нормально. Если ту же операцию проделать с представителями более высокоорганизованного — продвинутого семейства Salamandridae (*Triturus vulgaris, Tr. cristatus, Pleurodeles waltl*), то не развивается не только обонятельный мешок, но и развитие хоанального выроста первичной кишки останавливается вскоре после его закладки. Это означает, что у Hynobiidae развитие обеих частей хоаны происходит независимо, а у Salamandridae возникла новая морфогенетическая корреляция: обонятельный мешок индуцирует развитие хоаны. Конечный результат — строение внутренней ноздри у обоих семейств одинаково, но произошла эволюция процесса ее морфогенеза.

Под действием канализирующего стабилизирующего отбора формируются и дискретные адаптивные модификации. Одним из наиболее известных примеров подобных модификаций являются три формы листьев у водного растения стрелолиста *Sagittaria sagittiforin* (рис. 14). Подводные листья

имеют лентовидную форму без черешка, листья, плавающие на поверхности воды, — округлые, с длинными черешками, у воздушных листьев, развивающихся на мелководье, пластинка стреловидная, а черешок плотный стоячий. Три модификации адаптивны к трем дискретным средам. Можно было бы предположить, что они формировались под действием трех векторов движущего отбора. На самом деле это не так. Форма листьев зависит от освещенности почек, расположенных у дна водоема. Изменения освещенности не дискретны. Три типа морфогенеза листьев — три креода их развития различаются порогами реагирования на градиент освещенности. Другими словами, в колеблющихся условиях среды стабилизирующий отбор привел к формированию трех дискретных креодов адаптивных модификаций к трем дискретным средам. Произошло не смещение нормы реакции, как у лесных мышей на Кавказе, а деление непрерывного ряда изменений в пределах нормы на три дискретные типа морфогенетических корреляций. Произошло это путем генокопирования, через элиминацию промежуточных неадаптивных вариантов.

Накопление под защитой стабилизирующего отбора генетической изменчивости, как нейтральной, то есть не влияющей на морфогенез, так и псевдонейтральной, то есть подавленной (срегулированной) эпигенетическими взаимодействиями развивающихся зачатков, приводит к увеличению генофонда популяции. Шмальгаузен назвал накопление этой изменчивости «мобилизационным резервом». Он предположил, что при резких изменениях среды, сопровождаемых сокращением численности популяции, эта изменчивость, в силу увеличения гомозиготности, проявляется в фенотипах и служит материалом для движущего отбора.

Таким образом, стабилизирующий отбор сохраняет уже существующие адаптации и совершенствует их онтогенез. Однако, из сказанного о соотношении контрбаланса векторов движущего и стабилизирующего отбора следует, что канализации подвергается онтогенез признаков, находящихся в далеко не оптимальном соотношении с условиями среды. Возникает вопрос: каким образом формируется то удивительное совершенство многих адаптаций, которое всегда поражает исследователя на всех уровнях организации? Как формировались сложнейшая структура и удивительная четкость функционирования митохондрий? Как была достигнута поразительная точность взаимосвязей нейронов? Отвечая на этот вопрос можно предположить, что оптимизация происходит на основе сочетания ортоселекции и стабилизирующего отбора очень медленно, за десятки и более миллионов лет, на макроэволюционных временах. Слабая по интенсивности отбора ортоселекция все время приводит к необходимости канализации достигнутого уровня адаптации. Так, на формирование хобота слонов от *Moeritherium* (верхний эоцен) до *Elephas* (плиоцен-голоцен) в филогенетическом ряду этих животных ушло около 30 млн лет (рис. 62).

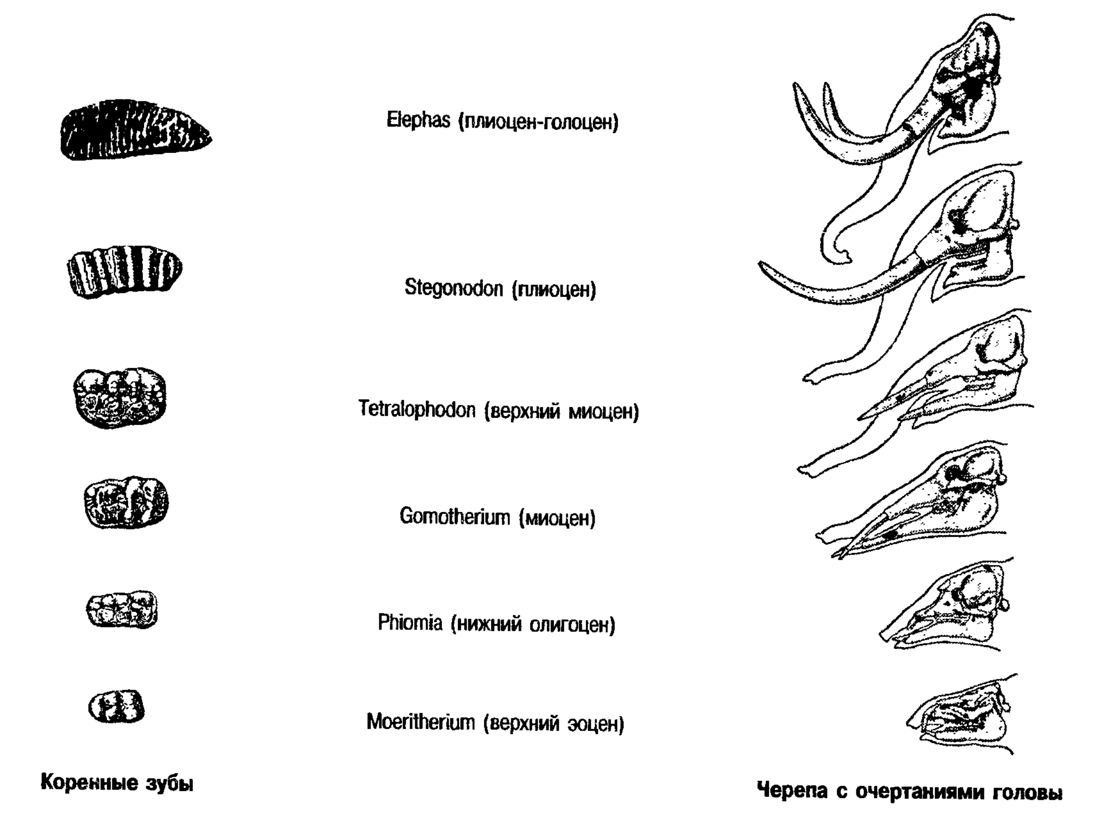



**Рис. 62.** Филогенетический ряд слонов (из Шмальгаузена, 1969)

Формирование млекопитающих, со свойственной им организацией коры больших полушарий головного мозга, заняло, по данным палеонтологии, около 90 млн лет. Несколько другой механизм лежит в основе мимикрии и сложных форм покровительственной окраски и строения тела насекомых, таких как палочники *Carausius morosus* или листотел *Phyllium* и т. п. Среди насекомых довольно много форм, обладающих не совершенной мимикрией, которая, тем не менее, до некоторой степени защищает этих животных. Виды, как показано выше, существуют сотни тысяч — миллионы лет. Покуда существует вид не поедаемой модели действует движущий отбор на приближение к ней по схеме Бэтсоновской или Мюллеровской мимикрии. В данном случае речь идет не о выработке оптимальной морфофункциональной системы, а о соответствии фиксированному образцу, будь то сухая веточка или оса.

### *Балансирующий отбор*

Ф. Г. Добжанский (Dobzhansky, 1970) сформулировал представление о балансирующем отборе (balancing selection), главным образом, на основе эффекта моногенного гетерозиса (сверхдоминирования). Он предполагал, что это явление широко распространено и определяет структуру генотипов эукариот и генофондов их популяций. Исходя из этого было предложено различать сбалансированный генетический груз — рецессивные аллели, обеспечивающие сверхдоминирование и, тем самым, повышающие приспособленность, и не сбалансированный, то есть истинный груз — аллели, снижающие приспособленность при появлении их в фенотипе. Отбор на повышение гетерозиготности, обуславливающий моногенный гетерозис, и стал основой концепции балансирующего отбора. В ряде генетических лабораторий и, в первую очередь, сотрудниками самого Добжанского, было экспериментально доказано существование моногенного гетерозиса по многим генам, включая не только транзиции и трансверсии, но и инверсии.

В дальнейшем выяснилось, что сверхдоминирование — явление, распространенное не столь широко, как это казалось в начале исследований. Однако, параллельно выяснилось, что существует множество векторов отбора, которые не приводят к формированию выраженных морфофизиологических адаптаций, но постоянно повышают гетерозиготность популяции. Например, отбор на холодоустойчивость зимующих яиц или куколок, и термоустойчивость имаго у насекомых, циклический отбор, как у *Cepea nemoralis*, отбор на мимикрию сразу к нескольким не поедаемым птицами моделям, как, например, у африканских бабочек *Papilio dardanus* (рис. 19) и т. д. и т. п. В результате Добжанский выделил две подформы балансирующего отбора: отбор на гетерозиготность, обуславливающий моногенный гетерозис и отбор на полиморфизм, то есть дизруптивный отбор, не приводящий к разделению первично единой популяции на две или большее число дочерних популяций. Согласно Добжанскому (1970), **«балансирующий отбор — это комплекс различных селективных процессов, которые поддерживают, повышают или регулируют генетическую изменчивость, большая часть которой благоприятна»**.

Включение дизруптивного отбора, обсуждаемого в большинстве учебников, в качестве самостоятельной формы отбора, как частного случая отбора балансирующего, требует специального объяснения. Симпсон (1948) выдвинул это положение, исходя из чисто теоретических рассуждений: если среда неизменна, действует центростремительный (= стабилизирующий) отбор. Если среда меняется разнонаправленно, действует центробежный отбор. Старая норма теряет свое адаптивное значение и преимущество получают любые уклонения. По-видимому, первым подтверждением этой формы отбора служит отбор на расширение нормы реакции. Если среда меняется направленно, действует движущий отбор. Если на популяцию действуют

одновременно центробежный и центростремительный отборы, популяция распадается — возникает дизруптивный (раздробляющий) отбор (рис. 60).

В 1955 г. Тудей получил разделение первично единой популяции дрозофилы при дизруптивном отборе (одновременном отборе в + и – направлениях) по числу стерноплевральных щетинок. Однако, ряд попыток других исследователей повторить этот результат оказались неудачными. Выяснилось, что дизруптивный отбор может привести только к увеличению изменчивости признака, а при достаточной его интенсивности и продолжительности к формированию двух или большего числа морф, как у *Papilio dardanus* (рис. 17). Дело в том, что в единой популяции обмен генами при скрещивании отбираемых особей препятствует разделению популяции. Например, при дизруптивном отборе на увеличение и на уменьшение массы тела у дрозофилы происходило только увеличение изменчивости этого признака. Дизруптивный отбор был эффективен только при принудительном ассортативном скрещивании мелких мух с мелкими, а крупных с крупными (Higuet, 1986).

Сказанное не означает, что дизруптивный отбор никогда не может привести к разделению популяции. Он эффективен если идет по признакам, ограничивающим свободное скрещивание отбираемых особей, т. е. является отбором на изоляцию (см. ниже). Примером такого эффективного дизруптивного отбора может служить дивергенция по величине цветков у *Polemonium viscosum*. У этого вида часть растений имеют мелкие цветки с неприятным гнилостным запахом, которые опыляются мухами. Другая часть имеет крупные цветки с приятным ароматом, опыляемые шмелями. Из семян, полученных при искусственном перекрестном опылении морф, вырастают вполне нормальные растения с промежуточными размерами цветков. Однако, в природе скрещивания морф не происходит из-за различия опылителей, и дизруптивный отбор по величине цветков продолжается (Galen et al., 1987).

Таким образом, дизруптивный отбор в природе, по-видимому, достаточно редкое явление. Исходя из представления о иерархической структуре популяций, можно предполагать, что отбор на изоляцию может возникать лишь в тех случаях, когда какая-то более или менее изолированная группировка организмов уже обладает неким своеобразием адаптивных особенностей и отбор на изоляцию (=дизруптивный) способствует сохранению этих особенностей. В частности, не верны любые примеры дизруптивного отбора, если в качестве таковых приводятся случаи дивергенции разных популяций внутри вида, тем более, разных видов. Все эти случаи относятся к разным направлениям движущего отбора, тогда как по определению, дизруптивный отбор приводит к разделению первично единой локальной популяции.

Теория балансирующего отбора стимулировала изучение влияния кратковременных векторов отбора на поддержание или увеличение генетиче-

ской изменчивости. В результате сформировалось представление о двух частных формах балансирующего отбора: частотно-зависимой и плотностно-зависимой.

Частотно-зависимый отбор хорошо доказан экспериментами. Он выражается в том, что два аллеля меняют значение своей приспособленности в зависимости от концентрации каждого из них в генофонде популяции. Например, у дрозофилы изучали влияние доминантной гомозиготы, гетерозиготы и рецессивной гомозиготы по ферменту esterasa-6. Сначала брали по 50 личинок первого возраста каждого генотипа и помещали их в пробирки со средой. Когда они окукливались, куколок вынимали и в те же пробирки помещали по 150 личинок каждого генотипа отдельно. Выяснилось, что смертность среди личинок, помещенных на среду, уже использованную личинками того же генотипа выше, чем на среде, использованной личинками других генотипов. Следовательно, чем выше концентрация данного аллеля в популяции, тем выше его смертность. Отбор идет в пользу другого аллеля, пока его концентрация не станет стимулировать элиминацию этого аллеля. Тогда отбор пойдет в пользу первого аллеля (Huang et al., 1971). В природе показать действие частотно-зависимого отбора очень трудно. Некоторым приближением к естественным ситуациям может служить часто наблюдаемая в неволе избирательность питания. Животные часто выбирают более редкую пищу, а когда этой пищи много и она им надоедает, они начинают выбирать другой компонент смеси двух кормов.

Плотностно-зависимый отбор, также как и частотно-зависимый, имеет циклический характер, но изменения его направления определяются не частотой встречаемости, а плотностью населения отбираемых особей. Например, у дубовой листовертки *Totrix viridance* при массовом размножении паразитоиды-наездники выбирают наиболее крупные куколки этого вида для откладывания в них своих яиц. Отбор идет в пользу мелких куколок. На спаде численности листовертки, когда куколок мало, наездники не выбирают свою жертву, и отбор благоприятствует более крупным, более жизнеспособным листоверткам (Семевский, 1979).

Важнейшим эффектом балансирующего отбора является его влияние на генофонд популяций. Он, как это и следует из определения этой формы отбора, увеличивает и поддерживает разнообразие генов, положительно влияющих на приспособленность особей, имеющих эти гены. Таким образом, в природе сосуществуют три механизма увеличения генофондов популяций:

1) накопление рецессивных мутаций (Четвериков, 1926), поставляющее в генофонд аллели, потенциально снижающие приспособленность;

2) формирование мобилизационного резерва наследственной изменчивости под защитой стабилизирующего отбора (Шмальгаузен, 1946); при этом накапливаются аллели не снижающие приспособленность, то есть нейтральные или псевдонейтральные;

3) накопление благоприятных аллелей под действием балансирующего отбора (Добжанский, 1970).

Все три механизма сосуществуют. Их взаимодействие и обеспечивает то, что отбор все время формирует материал для дальнейшей эволюции под действием уже существующего его вектора.

*Групповой отбор*

До сих пор изложение теории естественного отбора относилось к дифференциальному выживанию и дифференциальному размножению особей, составляющих популяцию, другими словами, к индивидуальному отбору. Однако, как было показано при рассмотрении экологических основ эволюции, и животные, особенно высшие, и растения связаны не только родственными (родители и их потомки), но и экологическими, и этологическими отношениями в группировки особей, такие как семейные поселения, колонии и т. п. Поэтому надо рассмотреть как отбор влияет на подобные более или менее интегрированные группы организмов и как под действием отбора может возникать сама их интегрированность.

*Семейный отбор*

Пополнение численности и генофонда популяции при подъеме численности в благоприятные годы будет осуществляться выжившими выводками. Особи, составляющие эти выводки, будут распространять свои гены по мере роста численности популяции и, следовательно, концентрация их генов в генофонде будет увеличиваться. Таким образом, семейный отбор ускоряет преобразование генофонда популяции. Это будет происходить в любых случаях дифференциального выживания не единичных потомков, а большей части потомков данной пары родителей, то есть и в тех случаях, когда «семья» не интегрирована поведенческими или какими-либо другими, не генетическими связями.

*Групповой отбор*

Иное дело групповой отбор, дифференциальное выживание целых популяций, происходящее при вымирании других популяций того же вида. Шмальгаузен (1946, 1969) показал, что вымирание целых популяций не ведет к прогрессивной эволюции выживших, так как у них при этом не вырабатываются новые адаптации. В лучшем случае, вымирание той или иной популяции может способствовать образованию хиатуса — перерыва постепенности изменения признаков при прекращении потока генов между популяциями, граничившими с вымершей. Действительно, вымирание карасей в пересохшем пруду никак не скажется на адаптации карасей, обитающих в других, не пересохших прудах. К аналогичному заключению в 1976 г. пришел крупный американский мирмеколог и этолог Э. Уилсон, при рассмотрении второго аспекта проблемы группового отбора: вопроса о том, как возникают групповые адаптации.

Проблема группового отбора возникла после того, как крупный канадский эколог Винн-Эдвардс (1962) сформулировал представление о том, что групповой отбор, то есть дифференциальное выживание групп, ведет к процветанию вида. Это процветание основано на «социальной конвенции»: гибель отдельных особей, например, гибель гуся, подавшего сигнал опасности другим гусям и, тем самым, привлекшим к себе внимание хищника, способствует выживанию всей стаи гусей. Этот подход, диаметрально противоположный подходу Шмальгаузена-Уилсона, породил обширную литературу, посвященную дискуссии о групповом отборе. Возникла необходимость либо доказать эффективность группового отбора, то есть именно дифференциального выживания групп, а не влияния плотности населения как причины изменения направления индивидуального отбора, либо показать, что групповые адаптации, такие как предупреждение об опасности, ритуализованная агрессия, груминг и т. п. возникают исключительно на основе индивидуального отбора.

То, что индивидуальный отбор приводит к возникновению групповых адаптаций, то есть признаков организмов, полезных не особи, имеющей эти признаки, а популяции или виду как целому, было показано С. А. Северцовым (1951) задолго до возникновения обсуждаемой дискуссии. При усилении элиминации факторами среды, внешними по отношению к популяции, естественный отбор автоматически подхватывает любые признаки, снижающие остроту внутривидовой конкуренции и, тем самым, повышающие вероятность избегнуть элиминации биогеоценотическими факторами. Подобные признаки, смягчающие внутривидовые отношения, и, тем самым, направленные на пользу вида (популяции) как целого, С. А. Северцов назвал конгруэнциями — межорганизменными корреляциями. К. М. Завадский (1968) предложил называть их видовыми адаптациями (см. 3.2).

Примером конгруэнций может служить забота о потомстве. Увеличивая репродуктивное усилие родителей, она повышает вероятность выживания следующего поколения. Поскольку каждая адаптация может явиться основой для дальнейшей эволюции, забота о потомстве может приобретать очень сложные формы, такие как отвлечение хищника от детенышей. Самка оленя, отвлекая волка или человека от затаившегося олененка, увлекает его за собой ярким белым пятном шерсти вокруг анального отверстия и запаховым следом, создаваемым преанальными железами. Утка, отводя хищника от гнезда, претворяется раненой и т. д. и т. п. Аналогичное значение имеют ритуализированные драки во время гона. Ярким примером поведенческих конгруэнций является кооперация хищников во время охоты, например, чрезвычайно слаженные действия стаи волков, клана гиеновых собак или прайда львов. Аналогичное значение имеет защитное поведение групп копытных, образующих строй, направленный рогами или (и) копытами против хищников. Число подобных примеров можно увеличивать до бесконечности.

В англоязычной литературе сформировалось направление социобиологии (по названию монографии Э. Уилсона, 1976) в рамках которого сформулированы две модели, объясняющие, как групповые адаптации могут возникать на основе индивидуального отбора. Обе они основаны на признании генетической обусловленности альтруистического поведения, то есть поведения, благоприятного для других особей, а не для той, которая осуществляет данный поведенческий акт.

Первая из этих моделей получила название отбора сородичей (kin selection). Согласно ей, «гены альтруизма» могут распространяться в генофонде популяции в том случае, если этими генами обладают родственники особи, погибшей, защищая своих сородичей. Например, если в стае гусей были братья и сестры уже упомянутого гуся, погибшего, предупреждая стаю об опасности, то «гены альтруизма», заставившие его загоготать, сохраняются в генофонде и, видимо, их концентрация будет увеличиваться, по мере выживания особей, избегших гибели от хищника. Эта модель очень далека от реальности. Во-первых, «сторож» первым замечает опасность и имеет больше времени, чтобы ее избежать. У птиц он взлетает первым, у сусликов или сурков, издав предупредительный сигнал, тут же ныряет в нору. Во-вторых, сигнал тревоги — это видоизмененный сигнал испуга или боли, что показано на многих видах млекопитающих и птиц. Первоначально этот сигнал не был специфическим предупреждением, а как всякая защитная реакция, стимулировал испуг остальных членов группы. Аналогичное значение имеет взлет одного члена птичьей стаи, стимулирующий взлет остальных птиц, или бегство одного члена стада антилоп, увлекающего за собой все стадо и т. п. Только по мере развития социальности, сигнал опасности приобрел специфичность. Дальше он у ряда видов дифференцировался еще сильнее. У африканских сурикат *Suricata suricata* (сем. виверровых), например, разные сигналы означают нападение пернатого хищника и змеи. Таким образом, лучше говорить не о распространении «генов альтруизма». Таких генов, как единиц наследственности просто не бывает (см. главу 1). Правильнее говорить об эволюции сложных форм альтруистического врожденного поведения, снижающего элиминацию биогеоценотическими факторами, на основе отбора на повышение социальной организации популяций, то есть смягчения ряда аспектов внутривидовой конкуренции.

Реципрокный альтруизм можно было бы назвать принципом «я — тебе, ты — мне». Он представляет собой хотя и важный, но частный случай альтруистического поведения. К проявлениям реципрокного альтруизма относятся груминг (взаимная чистка), проявления взаимной симпатии, когда встретившиеся собаки, обнюхивая друг друга, виляют хвостами, ритуализованная агрессия и т. д. и т. п. Все подобные случаи укладываются в концепцию конгруэнций. С генетической точки зрения, затруднением для

объяснения реципрокного альтруизма является механизм распространения в генофонде генов такого поведения. Действительно, особи, получившей, скажем, чистку шерсти от партнера, выгоднее не оказывать подобную услугу, а на основе своих «генов эгоизма» пользоваться ей безвозмездно. Поэтому, в принципе, распространению реципрокного альтруизма противодействует распространение эгоистического поведения. Это противодействие, с точки зрения социобиологов, усугубляется отсроченностью возврата долга. Например, я тебя не загрызу пока ты молод и слаб, а ты меня не загрызешь, когда я буду стар и слаб. Гибель потенциального противника, на первый взгляд резко повысила бы селективную ценность победителя. С позиций теории конгруэнций противоречия между альтруистическим и эгоистическим поведением не существует. От смягчения внутривидовой конкуренции выигрывает не только слабый, но и сильный. Действительно, более сильный в смертельной схватке с другим членом группы неизбежно и получит раны, и будет стрессирован, что усложнит его отношения с другими членами группы. Иерархическая организация групп животных предохраняет членов этих групп и от излишних травм, и от повышенного уровня стресса. Сказанное не означает, что селективные механизмы формирования социальности у животных исследованы достаточно полно. Оно означает только то, что обе модели, разработанные в рамках социобиологии, слишком упрощены, чтобы отражать реальный механизм эволюции социальности.

Факт возникновения групповых адаптаций на основе индивидуального отбора не снимает вопроса о существовании группового отбора. Для того, чтобы доказать его существование, необходимо вскрыть его механизм, то есть показать, что групповой отбор основан не на вымирании и переживании популяций, а на повышении приспособленности членов группы. Примером результата действия такого отбора может служить эффект группы в подмосковных популяциях травяной лягушки. Как сказано выше эффект группы снижает плотность сеголеток вблизи берега покидаемого ими водоема и, тем самым, понижает их гибель от хищников в первые недели жизни на суше. Это означает, что эффект группы является групповой адаптацией, которая, как и любая адаптация, уменьшает элиминацию. Сеголетки — легкая добыча для многих хищников. Их индивидуальные размеры и различия по срокам окончания метаморфоза имеют значение как компоненты приспособленности выживших, а не съеденных особей. Поэтому все сеголетки, покинувшие водоем за данный промежуток времени, имеют одинаковую вероятность быть съеденными или выжить, независимо от их индивидуальных особенностей. Однако, чем ниже плотность сеголеток, тем вероятнее выживание каждого из них. Это означает, что отбор хищниками действует на сеголеток не как индивидуальный, а как групповой отбор. Именно он выработал эффект группы, как групповую адаптацию. При индивидуальном

отборе выжившая особь приспособлена лучше, чем погибшая. При групповом отборе выжившие приспособлены не лучше погибших, но каждая выжившая особь получает селективное преимущество, обеспечиваемое групповой адаптацией, причем это селективное преимущество одинаково у всех членов группы (Северцов, 1996). В этом и состоит отличие группового отбора от индивидуального.

Таким образом, групповой отбор в природе существует, но не как социальная конвенция, согласно которой особи жертвуют собой или своим потомством ради популяции, и не как дифференциальное выживание популяций, не способное повысить приспособленность составляющих эти популяции особей, а как равномерное распределение селективного преимущества, обеспечиваемого группой, между всеми членами этой группы. Нерешенными остаются вопросы о распространенности группового отбора в природе и о соотношении группового и индивидуального отбора при формировании групповых адаптаций, но сам групповой отбор существует.

## 5.3. Общее заключение

Единицей естественного отбора является особь. В процессе экологических взаимодействий оценивается приспособленность целостного организма на каждой стадии его онтогенеза. Однако, как видно из анализа механизма действия и форм естественного отбора, при изучении этого фактора эволюции применяется оценка приспособленности не целостного фенотипа, а отдельных признаков. Тому существуют две причины. Во-первых, любой организм, включая прокариот, настолько сложен, что изучить всю полноту его эволюционных реакций под действием отбора технически невозможно. Во-вторых, фенотипы особей популяции, в силу своей индивидуальной генетической изменчивости, различаются признаками, сколь бы сложно не было фенотипическое проявление генов, влияющих на выражение этих селективно-значимых признаков. В этом состоит объективная причина общепринятого подхода изучения и отбора и эволюции в целом.

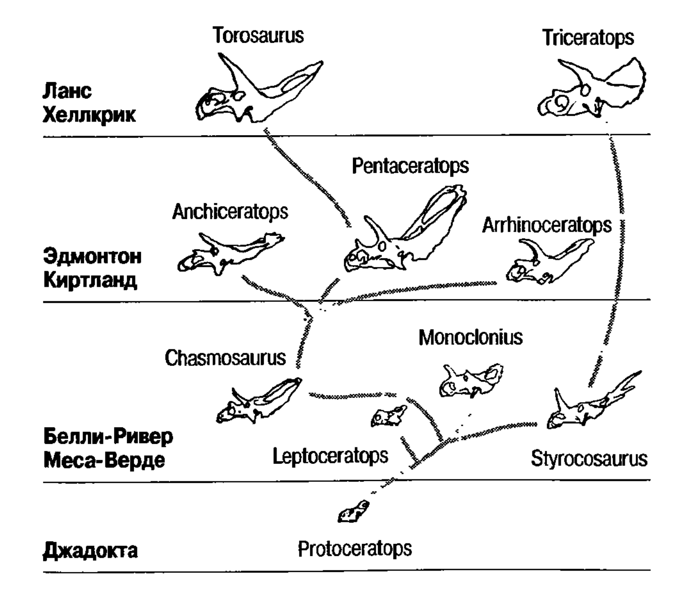
Подобный аналитический подход можно назвать редукционистским. Он принципиально не полон. При рассмотрении на уровне организма, естественный отбор идет по индивидуальным различиям функционирующих признаков фенотипа, прямо или опосредованно взаимодействующим с окружающей средой и влияющим на приспособленность. Однако, поскольку гибнут или устраняются от размножения не признаки, а организмы, отбираются не гены, а генотипы. Результатом же является эволюция процессов онтогенеза, в ходе которой либо формируются новые адаптации под действием движущего отбора, либо совершенствуется сам онтогенез без изменения дефинитивных признаков под действием стабилизирующего отбора.

На уровне популяции отбор, наряду с мутационным процессом, ответственен за формирование генофонда популяций, особенно этот его эффект заметен при стабилизирующем и балансирующем отборе. В значительной степени он обуславливает и распределение организмов по поверхности Земли, то есть формирование популяций, как единиц эволюции.

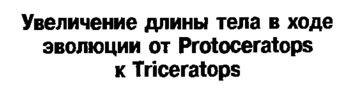
Таким образом, естественный отбор не единственный, но важнейший фактор эволюции.

Основным ограничением эффективности естественного отбора является то, что он может изменять или сохранять только уже существующие признаки. Поэтому, противники селектогенеза (дарвинизма) всегда подчеркивали, что если отбор и имеет какое-то значение в эволюции, то это значение очень ограничено. Он может изменять уже существующие признаки, но не может создать ничего нового. Это возражение справедливо, если не учитывать целостность организма и эволюцию морфогенеза под действием отбора. Перестройка морфогенетических корреляций — один из механизмов, приводящий к возникновению новых признаков.

Например, у меловых травоядных динозавров цератопсов (рис. 63) отбор шел на увеличение размеров тела и костных «воротников» — разросшихся




Филогения североамериканских рогатых динозавров




Увеличение длины тела в ходе эволюции от Protoceratops к Triceratops

**Рис. 63.** Ортоселекция по размерам тела и защитных окостенений черепа у американских меловых динозавров Ceratopsidare (по Рауппу, Стенли, 1984)

гребней костей черепа, защищавших шею от нападения хищных динозавров. Этот случай ортоселекции (отбор в данном направлении происходил в обеих основных ветвях эволюции цератопсов) привел к столь сильному разрастанию воротников, что в них, у наиболее крупных животных, таких как *Pentaceratops* и *Torosaurus* возникли обширные отверстия, облегчавшие вес головы. Параллельно происходило срастание передних шейных позвонков. Оставаясь подвижными, они не могли бы поддерживать тяжелую голову. Этот пример показывает, как возникают новые признаки на основе перестройки морфогенеза. Отверстия в воротниках и единая кость вместо подвижных позвонков — новые признаки, то есть потенциально новые точки приложения векторов отбора.

* * *

Эволюцию обычно трактуют как изменение — историческое развитие. Однако, это только наиболее бросающийся в глаза результат действия естественного отбора. Адаптивность организации особей, популяций, видов поддерживается при действии всех форм отбора. Это гораздо более общий результат, чем изменение организации

В литературе первой половины XX в. это представление было сформулировано как концепция относительности органической целесообразности. Органическая целесообразность — синоним приспособленности. Однако, в данном случае, рассматривается не относительная приспособленность генотипа по отношению к средней приспособленности популяции, а несовершенство приспособленности любого генотипа к условиям среды. Существующая, сформировавшаяся в ходе предшествующей эволюции приспособленность постоянно нарушается и изменениями среды и мутационным процессом. Поэтому она не абсолютна, а только относительна — несовершенна. Эволюция, как адаптация, процесс вынужденный и неизбежный. Этот подход очень хорошо выражен в красивой метафоре, предложенной крупным американским эволюционистом Ван-Валеном, получившей название модели черной королевы. В сказке Льюиса Кэррола «Алиса в Зазеркалье» есть персонаж Черная королева, которая все время бежит, чтобы оставаться на одном месте. Если она останавливается, она оказывается в другом месте. Также и популяция, чтобы существовать должна адаптироваться в каждом поколении. В противном случае она вымрет.

Глава 6

# Вид и видообразование

Проблема биологического вида — одна из важнейших проблем всей биологии. Каждый вид уникален. Поэтому ни одна публикация не обходится без указания видовой принадлежности объекта исследования. Биологическое разнообразие — основа существования биосферы — оценивается, прежде всего, по количеству видов. История проблемы вида, берущая начало от Аристотеля и Теофраста, подробно изложена в книге К. М. Завадского «Вид и видообразование» (1968). С возникновением теории эволюции проблема вида приобрела эволюционное звучание, и возникла проблема видообразования. Ч. Дарвин назвал свою главную книгу «Происхождение видов...». В результате синтеза эволюционной теории и генетики, то есть формирования синтетической теории эволюции, стало понятно, что обмен генами между популяциями рендомизирует (выравнивает) их генофонды. Поэтому изоляция, ограничивающая и в пределе прекращающая поток генов, ответственна за внутривидовую дифференциацию, видообразование и дивергенцию близких видов. Другими словами, оказалось, что изоляция, наряду с наследственной изменчивостью, борьбой за существование и естественным отбором, является фактором эволюции. Без анализа изоляции теперь не обходится ни одно исследование, посвященное видообразованию.

## 6.1. Дивергентная и филетическая эволюция

Дж. Симпсон (1948), по-видимому, первым предложил различать два типа эволюции: дивергентную, приводящую к увеличению числа видов, и филетическую — прогрессивную смену форм жизни, связанных между собой отношением предки — потомки. Филетическую эволюцию часто противопоставляют дивергентной, как эволюцию без дивергенции, то есть ортогенез. Это неверно. Дивергентная эволюция может рассматриваться как две разнонаправленные филетические эволюции (рис. 64). Разница состоит в том, что при рассмотрении дивергенции можно провести границу между двумя синхронно существующими системами популяций — двумя видами. При рассмотрении филетической эволюции (если признавать ее непрерывность и равномерность) нельзя провести границы между видами, последовательно сменявшими друг друга во времени. Палеонтологи часто проводят эти границы искусственно, по перерывам (лакунам) в филогенетическом ряду, обусловленным неполнотой палеонтологической летописи. Это привело к тому,

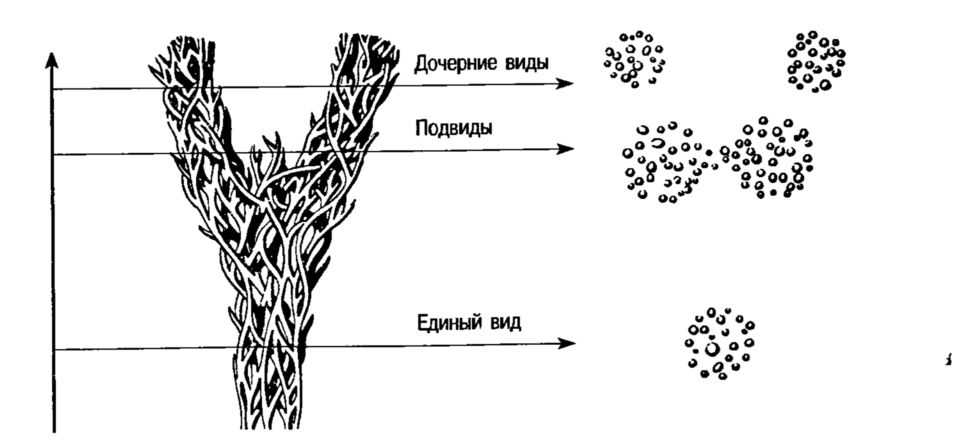



**Рис. 64.** Схема видообразования. Сплетение веточек, каждая из которых изображает популяцию и отражает дивергенцию дочерних видов (по Добжанскому, 1951 и Сковрон, 1968)

что в рамках «биологической концепции вида» — концепции, наиболее известной среди современных биологов, существует мнение, что виды можно определить (охарактеризовать) только в случае дивергентной эволюции. Майру (1968) принадлежит метафора, согласно которой вид можно определить как вид только по отношению к другому, синхронному с ним виду, подобно тому, как брата можно определить только по отношению к другому брату или сестре. Определение вид-отец и вид-сын — невозможно. Однако, новый вид возникает в процессе трансформации популяции в чреде поколений под действием отбора. Невозможность указать, до какого поколения данная популяция является частью исходного вида, и с какого поколения она принадлежит дочернему виду, не означает того, что новый вид не возник в процессе эволюции этой популяции. Точно также невозможно точно указать момент, когда младенец становится ребенком, ребенок — подростком, подросток — юношей и т. д.

Сторонники биологической концепции рассматривают вид, как замкнутое репродуктивное сообщество, генетически закрытую систему. Внутри этой системы популяции, хотя бы потенциально, могут обмениваться генами. Виды в природе полностью генетически изолированы друг от друга. Эта концепция сформировалась на базе изучения, главным образом, высших позвоночных животных, ряда видов насекомых, в первую очередь, дрозофил, в меньшей степени, высших растений. Поскольку основной поток современной литературы по изоляции и видообразованию касается, в основном, этого же круга объектов, биологическую концепцию вида можно принять как отправную точку при обсуждении процессов видообразования. Обсуждение основных концепций вида приведено в 6.4.

## 6.2. Механизмы изоляции

Изоляция в природе обычно имеет комплексный характер. Ограничение потока генов между дивергирующими популяциями и полное прекращение обмена генами между близкими видами обеспечивают, как правило, несколько изолирующих барьеров. Э. Майр первым ввел разделение механизмов изоляции на две большие категории: **посткопуляционные и прекопуляционные барьеры.** Разница между ними двоякая: посткопуляционные механизмы обусловлены несовместимостью геномов родителей. Спаривание, при наличии такой несовместимости ведет к непроизводительной трате гамет, что снижает приспособленность спаривающихся особей. Прекопуляционные механизмы предотвращают спаривание, поэтому они не снижают приспособленность. Кроме того, в отличие от посткопуляционных барьеров, прекопуляционные могут и формироваться и усиливаться в результате прямого действия естественного отбора — отбора на изоляцию. **Посткопуляционная изоляция представляет собой побочный результат дивергенции геномов.** Она выражается в невозможности оплодотворения — проникновения спермия в яйцеклетку и нарушениях развития потомства: понижения его жизнеспособности, вплоть до летального исхода и (или) понижении плодовитости гибридов, в пределе до полной стерильности. Степень посткопуляционной изоляции обычно, но далеко не всегда, коррелированна со степенью дивергенции. Так, в природе, гибриды черной вороны *Corvus coronae* и серой вороны *Corvus cornix* жизнеспособны и плодовиты также, как их родители.

При искусственной гибридизации близких видов из группы домовых мышей *Mus musculus, M. abbotti* и *M. spicilegus* средняя плодовитость составила 2,9 детеныша против 6—8 — при внутривидовых скрещиваниях. Из 32 полученных межвидовых гибридов до половой зрелости дожил 1. При гибридизации подвидов *M. musculus musculus* и *M. musculus domesticus* первое поколение гибридов было вполне жизнеспособным и плодовитым. Во втором поколении гибридов произошел небольшой сдвиг соотношения полов в пользу самцов. В третьем поколении гибридов 26,3 % самцов оказались стерильными (Лавренченко и др., 1994).

Известны случаи посткопуляционной изоляции в пределах вида. Так у леопардовой лягушки *Rana pipiens* особи двух любых соседних популяций при скрещивании дают вполне плодовитое нормальное потомство. Однако, ареал этой лягушки занимает почти всю территорию США. Внутри него прослеживаются две клины нарастания посткопуляционной изоляции: с севера на юг, от Нью-Йорка до Флориды, и с востока на запад, от Флориды до Техаса. По мере увеличения расстояния между скрещиваемыми популяциями увеличивается частота нарушений онтогенеза (Moore, 1949, цит. по Майру, 1968). Посткопуляционная изоляция, по-видимому, достаточно

широко распространена у растений. Перенос пыльцы ветром или насекомыми — неспецифическими опылителями, в принципе, должен приводить к широкой гибридизации. Однако, этого, как правило, не происходит, что можно объяснить действием как пре- так и посткопуляционной изоляции. Например, при искусственном переопылении ячменя *Hordeum geniculatum* и ржи *Secule cereale* гибриды стерильны.

**К прекопуляционным механизмам изоляции Майр (1974) отнес хронологическую изоляцию (несовпадение сроков размножения), биотопическую изоляцию (потенциальные партнеры занимают разные местообитания), этологическую изоляцию (потенциальные партнеры не воспринимают друг друга как особей разного пола) и механическую (физиологическую) изоляцию (несоответствие половых органов).** В этот перечень Майр не включил **экологическую изоляцию** — адаптацию к разным условиям среды. Биотопическая изоляция — понятие более узкое, чем экологическая, так как не учитывает такие явления как пищевая специализация паразитов, способы расселения потомков и т. п. Не включил он и отбор местообитанием, то есть дивергенцию, связанную с адаптацией к разным условиям среды вопреки отсутствию изоляции. Пространственная = географическая изоляция не включена Майром в перечень прекопуляционных механизмов на том основании, что она, согласно этому автору, представляет собой единственный внешний изолирующий фактор по отношению к дивергирующим популяциям. На этом основано мнение Майра и его многочисленных последователей, согласно которому, пространственная изоляция является единственным пусковым механизмом видообразования (см. ниже).

Поведенческая (этологическая) изоляция чрезвычайно многообразна. Собственно, любое поведение, как и морфологические особенности, обеспечивающие встречу и размножение особей того или иного вида, автоматически служат механизмами изоляции этого вида от других видов. Можно напомнить о видоспецифичности песни у воробьиных птиц, звуковых сигналах цикад, кузнечиков, сверчков, о световых сигналах светляков, подчас очень сложных брачных ритуалах птиц, млекопитающих, рептилий, насекомых, пауков и т. д. и т. п. У млекопитающих, у которых в брачном поведении большое значение имеют обоняние и моторные реакции, часто встреча полов разных видов ведет не к спариванию, а к агрессии. Так, например, все попытки искусственного скрещивания *Mus musculus domesticus* и *M. specilegus* оказались неудачными, так как взаимная агрессия этих мышей предотвращала половое поведение (Лавренко и др., 1994).

Биотопическая изоляция сходна с поведенческой в том, что животные не не могут, а не хотят менять свои местообитания, что предотвращает встречу полов. Ярким выражением такой изоляции могут служить две формы арктического гольца *Salvelinus alpinus*, обитающие на Камчатке в оз. Азабачье и во впадающих в него мелких речках (Савваитова, 1989). В верховьях этих

речек живет и нерестится мелкая ручьевая форма, отличающаяся от озерной крупной формы не только размерами, но и рядом других признаков. Озерная форма нерестится в озере, но ее молодь заходит в речки, где обитает ручьевая форма, однако держится ниже по течению. Нет внешних преград, которые препятствовали бы ручьевой форме мигрировать в озеро, как нет преград для молоди озерной формы подняться в верховья речек. Однако, ни та ни другая форма не меняют свойственных им биотопов.

Классическим примером дивергенции в результате хронологической изоляции служат расы погремка *Alectorolophus major*, исследованные Цингером (1928). На нескашиваемых луговинах погремки цветут и плодоносят в течение всего лета, пик цветения у исходной формы *A. m. montanus* приходится на июль. На скашиваемых лугах, там где покос приходится на конец июня — первую половину июля (была обследована территория от восточной Польши до Тулы), существуют формы *A. major aestivalis*, успевающая отцвести до покоса, и *A. major policladus*, вырастающая вместе с отавой и успевающая дать семена до наступления холодов. При интенсификации сельского хозяйства в более теплых регионах (юг Нечерноземья, восточная Польша) сено косят дважды. Первый покос приходится на конец весны. На таких лугах существует *A. major vernalis*, плодоносящий до первого покоса. Соотношение форм *A. major* показано на рис. 65. Четвертая

| Биоценоз | Май | Июнь | Июль |
|---|---|---|---|
| Посевы | | | |
| Скашиваемые луга | | | |
| Дикие, не тронутые культурой места | | | |

Рис. 65. Дивергенция подвидов большого погремка Alectorolophus major (по Цингеру, 1928)

форма этой схемы — *A. major apteras* — служит примером дивергенции в результате отбора местообитанием. Погремок стал засорять посевы ржи и превратился в сорняк. Сорняк — однолетник, по срокам вегетации должен совпадать с культурным растением и размножаться таким образом, чтобы засорять не только посев, но и семенное зерно, то есть высеиваться с семенами культурного растения. Это и произошло с формой apterus, у которой семена утратили летучки, а коробочки перестали открываться. *A. m. apterus* хронологически не изолирован от *A. m. aestivalis*, а пространственно — ни от одной другой формы. Поля ржи соседствуют с лугами.

Другим примером отбора местообитанием служит полевица на старых отвалах шахт, обогащенных солями тяжелых металлов (см. 3.1). Еще одним примером может служить дифференциация двух форм ракушечного рачка *Cupria eurvinirata*. Одна из двух форм этого рачка, обладающая короткими крепкими хитинизированными конечностями, обитает на перекатах мелких речек и ручьев, где дно покрыто крупным песком и гравием. Другая — в омутах тех же речек, где течение слабое, а дно покрыто илом. У этой формы длинные, слабо хитинизированные конечности. Опыты, проведенные Дибовским (1941), показали, что рачки с длинными конечностями не удерживаются на быстром течении и их смывает в омуты со слабым течением, где длинные ноги позволяют не тонуть в илистом дне.

Отбор местообитанием — ситуация интересная тем, что при ней воспроизводится механизм дивергенции, предложенный Ч. Дарвином: дифференциация обусловлена не изоляцией генофондов, а преимущественной смертностью промежуточных форм, что собственно и определяет изоляцию дивергирующих вариантов. Э Майр (1968, 1974) упрекнул Дарвина в том, что он не учел изоляцию и поэтому не решил проблему увеличения числа видов. Не отрицая значения изоляции для дивергенции, приходится признать, что Майр был не прав. Дарвиновский механизм дивергенции имеет под собой фактическое основание.

Экологическая изоляция близка к биотопической. Наиболее ярко она выражена у видов-олигофагов и монофагов. Довольно подробно в этом отношении в США изучены яблоневая плодожорка *Laspeyresia pomonella* и яблоневая пестрокрылка *Rhagoletis pomonella*. Яблоневая плодожорка была завезена в Северную Америку вместе с яблоней и распространилась по территории США и Канады. В 1873 г. она достигла Калифорнии. В 1899 г. в Калифорнии была зарегистрирована раса этого вида, поражающая грецкий орех. Предположить, что яблоневая и ореховая расы пространственно изолированы нельзя, так как все предшествующее расселение вида указывает на его высокую миграционную способность. В южной Канаде, в провинции Онтарио, тот же вид стал поражать грушу. Впервые грушевая раса была выявлена в одном единственном саду, возраст которого составлял ко времени исследования 80 лет. Грушевая раса размножалась на две недели

позже яблоневой. Однако, это обусловлено не хронологической, а экологической изоляцией. В зеленых грушах много каменистых клеток и личинки плодожорки не могут ими питаться. Поражаются только спелые груши. В результате яблоневая раса бивольтинна (две генерации за сезон), а грушевая — моновольтинна (одна генерация) (Armstrong, 1945).

Пестрокрылка — североамериканский вид, развивавшийся первоначально на боярышнике. Генетический обмен между яблоневой и боярышниковой расами составляет около 6 % (Feder et al., 1994). Естественный отбор все время поддерживает систему аллозимов, способствующую успешному заражению каждой расой своего растения-хозяина (Feder et al., 1997). Из этого примера видно, что экологическая изоляция близка не только к биотопической, но и к отбору местообитанием.

Описанные типы прекопуляционных изолирующих барьеров не только близки между собой по механизму действия и влиянию на генофонды дивергирующих группировок, они обычно действуют в комплексе, дополняя друг друга. Например, изоляцию в средней полосе европейской части России между травяной *Rana temporaria* и остромордой *Rana arvalis* лягушками в период размножения поддерживают по меньшей мере четыре изоляционных барьера: хронологическая изоляция — травяная лягушка размножается в среднем на 10 дней раньше остромордой; биотопическая изоляция — травяная лягушка придерживается в основном водоемов на открытых местах, а остромордая — под пологом леса; и два механизма поведенческой изоляции — брачные крики этих видов различаются, а самцы приобретают разную окраску. Самцы остромордой лягушки ярко-голубые, самцы травяной — оливково-бурые с голубоватым горлом. Надо заметить, что несмотря на все эти различия, в природе нередки случаи межвидовых спариваний этих лягушек, а при их искусственном спаривании в лаборатории получается жизнеспособное потомство.

Сторонники биологической концепции вида и теории аллопатрического видообразования вслед за Майром выделяют пространственную (географическую) изоляцию, как основной, не зависящий от других изоляционных барьеров, внешний фактор, разобщающий генофонды популяций и, тем самым, обеспечивающий их дивергенцию. Однако, надо различать действительные географические преграды и пространственную разобщенность, обусловленную экологическими и (или) биотопическими предпочтениями. Действительно, высокогорье служит преградой для расселения равнинных видов, суша — для морских, водоразделы — для пресноводных и т. п. Подобные преграды могут служить изолирующими барьерами и между популяциями одного вида, и между близкими видами (см. рис. 23 и 26). Однако, большинство подобных преград преодолимы. Не говоря о птицах (залет пары грифов из Средней Азии отмечен под Вологдой; (Р. Л. Беме, личное сообщение), известно огромное количество случаев активного

и пассивного расселения видов. Каспийская килька *Clupionela delicafula* заселила все волжские водохранилища. Американская норка *Mustella vison*, интродуцированная в Европу, заняла практически весь ареал европейской норки *M. europea*. Кольчатая горлица *Streptopelia decaocto* — средиземноморский вид, гнездится в Прибалтике. Количество подобных примеров исчисляется десятками, если не сотнями. Особенно много случаев расселения связано с изменениями среды обитания видов, обусловленными антропогенными факторами. Однако, и без участия этих факторов, сухопутные виды заселяли не только материковые, но и океанические острова, что и послужило причиной разработки специальной теории островной биогеографии (MacArthur, Wilson, 1967). Дело в том, что за сотни тысяч — миллионы лет, которыми измеряется время существования видов, могут реализоваться даже очень низкие вероятности преодоления географических барьеров. Сухопутные виды могут быть занесены на острова дрейфующими деревьями или ураганами. На суше могут произойти существенные изменения климата, ландшафта и даже тектоники. Поэтому всегда можно подобрать примеры и реального существования абсолютных географических барьеров и неэффективности этих барьеров.

## 6.3. Видообразование

Путей видообразования существует столько, сколько существовало и существует видов в биосфере Земли. Процесс видообразования сочетает адаптацию к новым условиям среды с обособлением генофондов. Поэтому, разные авторы, рассматривая на разных объектах разные аспекты видообразования, выделяют несколько основных его характеристик. При рассмотрении территории как арены видообразования, различают аллопатрическое (allos — разный), парапатрическое (para — около) и симпатрическое (sim — вместе) видообразование. Аллопатрическое видообразование связано с расселением вида и пространственной изоляцией. Парапатрическое — с пространственной изоляцией популяций в пределах существующего ареала вида. Симпатрическое — с разделением частей одной популяции. По механизму обособления и формирования генофондов можно различать дивергенцию на основе конкуренции, гибридогенное видообразование и сложный его вариант — сетчатое видообразование, сегрегацию популяций по местообитанию, не связанную с конкуренцией. По темпам различают постепенное, сальтационное (скачкообразное) и мгновенное (за одно поколение) видообразование. Благодаря капитальным работам Э. Майра, отрицавшего существование симпатрического видообразования, с 60-х годов XX в. и до настоящего времени противопоставление этих двух форм дифференциации популяций привлекает внимание исследователей.

***Аллопатрическое видообразование***

Аллопатрическое видообразование — широко распространенный способ возникновения новых видов. При расширении ареала окраинные популяции — краевые изоляты — хорошо изолированы от популяций, обитающих в более благоприятных частях ареала, а численность особей, составляющих такой изолят невелика. В краевых изолятах возникает эффект горлышка бутылки — генофонд их обеднен. В то же время, популяции, осваивающие новые территории, вынуждены приспосабливаться к новым условиям среды. Это создает новые векторы отбора. Сочетание изменений материала для отбора, изоляции и изменения направления отбора обеспечивает дивергенцию. Эта схема, предложенная Майром, уточнена введенным им «принципом основателя». Немногочисленные особи — основатели краевых изолятов несут генофонд, отличающийся по частотам аллелей от генофонда других популяций того же (исходного) вида, что создает стартовые условия быстрой дивергенции.

Имеются данные и подтверждающие существование принципа основателя, и противоречащие ему. Формозов и Яхонтов (1988) показали, что у пищух *Ochotona alpina* — hyperboreum complex, обитающих на северо-востоке Якутии, звуковые сигналы мономорфны, что отличает эти популяции от полиморфных по вокализации популяций пищух плато Путорана. Авторы объясняют стабилизацию звукового сигнала в краевых изолятах принципом основателя. Фалеев (1987) показал, что в популяциях водяной полевки *Arvicola terestris*, обитающих в восточных Саянах, в Якутии и на севере Красноярского края, изменчивость черепа ниже, чем в зоне оптимума — в Барабинской лесостепи. При этом, все три популяции отличаются друг от друга.

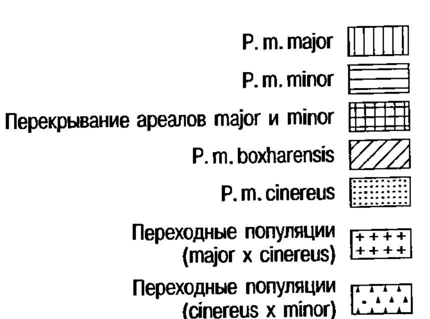
С другой стороны, Шилов и др. (1973а, б) изучали береговые и островные популяции полевки-экономки *Microtus oeconomus* в Дарвинском заповеднике. Островные популяции были изолированы от береговых с момента заполнения Рыбинского водохранилища (1941 г.), в течение, минимум, 40 поколений. Несмотря на сильные различия экологических условий на материке и на торфяных островах, всплывших вместе с полевками при затоплении водохранилища и, затем, закрепившихся на отмелях корнями макрофитов, различий морфофизиологических показателей не было обнаружено. Экологические же различия велики. На островах полевки не строят нор, так как этого не допускает высокий уровень воды под моховым покровом. Они селятся в кочках. Голубцов и др. (1993 ) исследовал различия между аборигенными дальневосточными популяциями ротана-головешки *Perccottus glehnii* и популяциями этого вида, акклиматизировавшимися в европейской России в результате непреднамеренной интродукции в 1950—1970 гг. По октанолдегидрогеназе (Odg) и по 5 аллелям супероксиддисмутазы (Sod) различия частот аллелей были недостоверными. В подмосковной популяции была несколько выше только частота гетерозигот Sod. Количество примеров

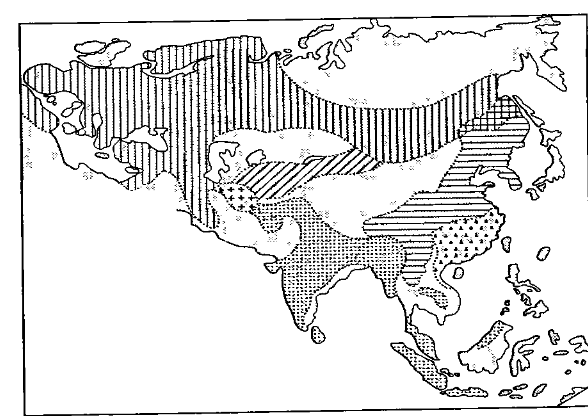
и подтверждающих, и не подтверждающих принцип основателя может быть увеличено. Их совокупность позволяет считать этот принцип не универсальным пусковым механизмом аллопатрического видообразования.

Расселение вида, независимо от принципа основателя, обычно связано с адаптацией к новым условиям среды и, тем самым, с аллопатрическим видообразованием. Заяц русак *Lepus europeus* — исходно степной вид. На юге европейской части России он придерживается территорий, где открытые пространства преобладают. Сведение лесов и распашка создали благоприятные условия для распространения этого вида на север. Приблизительно за 200 лет русаки расселились из лесостепной зоны до окрестностей Архангельска и юга Карелии. При этом возникла клинальная изменчивость. Северные русаки мельче южных и зимой их мех светлее (больше белых волос), хотя они и не имеют зимнего белого меха, каковым обладают зайцы беляки *Lepus timidus*. Показательно, что на севере русаки обитают в местностях, где лес занимает около 80 % территории (Груздев, 1974).

Дальнейшую дифференциацию популяций в процессе аллопатрического видообразования удобно проиллюстрировать на серии орнитологических примеров, показывающих постепенное усиление изоляции между подвидами, по мере их дифференциации. Классическим примером такой дифференциации служит большая синица *Parus major*. Систематики выделяют в пределах этого вида, населяющего всю Евразию и северное побережье Африки, более 40 подвидов. В исследованиях по видообразованию обычно обсуждают 4—5 крупных подвида: *Parus major major*, распространенный от Пиренейского полуострова до Приморья по лесной зоне Евразии; *P. m. cinereus*, обитающую в Ираке, Индостане, на западе Индокитая и островах Малайского архипелага, *P. m. minor*, населяющую Китай, Корею, Приморье и южное Приамурье и *P. m. bokharensis*, населяющую горные леса южного Казахстана и Средней Азии до северного Ирана (рис. 66).

**Рис. 66.** Кольцевой ареал большой синицы Parus major major (из Кейна, 1968)



Стык ареалов *P. m. major*, *P. m. cinereus* и *P. m. bokharensis* в северном Иране иногда называют зоной интерградации — гибридизации подвидов, иногда выделяют в особый подвид *P. m. intermedius*. Степень изоляции *P. m. bokharensis* долго не была изучена. Считалось также, что на Дальнем Востоке *P. m. major* и *P. m. minor* полностью изолированы и относятся друг к другу как разные виды. Более новые исследования Формозова с соавт. (1993) позволили пересмотреть и уточнить соотношения подвидов на территории СНГ. Была обнаружена гибридизация *P. m. major* и *P. m. minor* в Хабаровском крае, причем гибридизация составляла в среднем 10 % за ряд лет. Гибриды вполне жизнеспособны и плодовиты. По наблюдениям на юге Туркмении (Западный Копетдаг) *P. m. intermedius* действительно гибридная форма *P. m. major* и *P. m. cinereus*. Между *P. m. bokharensis* и *P. m. major* наблюдается гибридизация в Западной Монголии, в юго-восточном Казахстане и в Семиречье. Отношения подвидов *P. m. cinereus* и *P. m. minor* на юге Китая, по-видимому, не изучены.

Таким образом, изученные подвиды большой синицы обособлены друг от друга пространственно, но не разделены ни географическими, ни прекопуляционными, ни посткопуляционными барьерами. При контакте их ареалов происходит гибридизация, что создает зоны интерградации — популяции с промежуточными признаками.

Примером дивергенции аллопатрических систем популяций, зашедшей дальше, чем у большой синицы, может служить гибридизация между серой вороной *Corvus cornix* и черной вороной *Corvus corone*. Ареал серой вороны занимает центральную Европу, Восточную Европу и Западную Сибирь. Черная ворона населяет Восточную Сибирь, Дальний Восток и западную часть Западной Европы (рис. 67). Восточная гибридная зона простирается

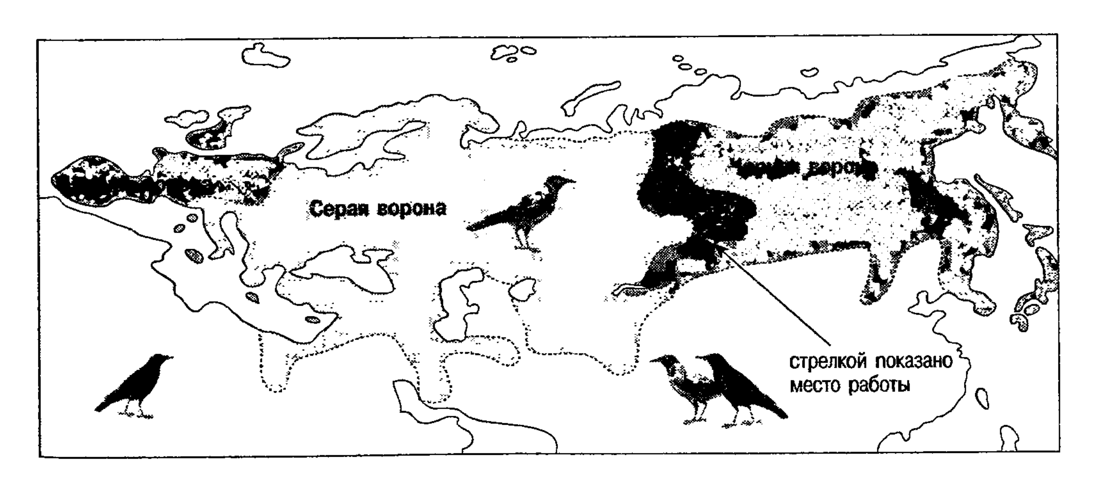
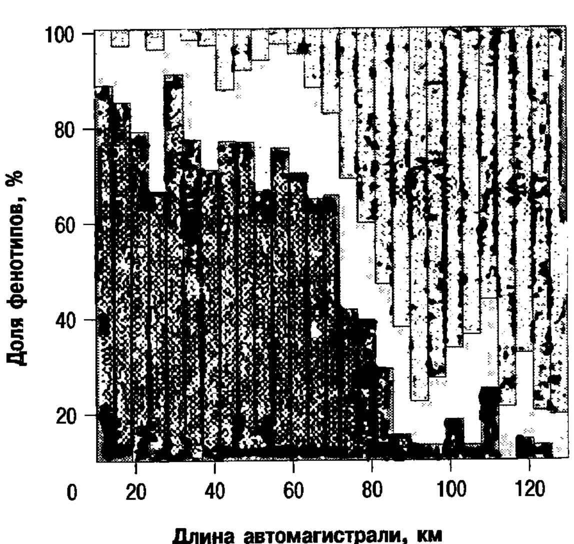



**Рис. 67.** Гнездовые ареалы и зоны гибридизации серой и черной ворон (из Блинова, 1998)

от отрогов Алтая на юге до низовьев Енисея на севере. Благодаря исследованиям отечественных орнитологов (Блинов и др., 1993; Блинов, 1998) довольно подробно изучены структура южной части этой зоны и эффективность гибридизации. По встречаемости гибридов зона в окрестностях транссибирской магистрали имеет ширину порядка 300 км, однако, интенсивная гибридизация происходит в узкой полосе 20—30 км шириной в центре зоны. Гибридное потомство от межвидовых скрещиваний, легко узнаваемое по нарушениям видоспецифической окраски, ни по жизнеспособности, ни по плодовитости не уступает исходным видам. Возникает вопрос: почему зона не расширяется, но остается стабильной? Неограниченной гибридизации препятствует комплекс прекопуляционных барьеров. Серая ворона более синантропна и больше предпочитает равнинные территории. Черная — соответственно предпочитает облесенные склоны гор. Другими словами, существует слабая биотопическая изоляция. Серые вороны на зиму мигрируют на юго-запад, вплоть до Южного Казахстана. Черные вороны оседлы. Поэтому они приступают к гнездованию примерно на неделю раньше серых, возвращающихся с зимовок. Это приводит к некоторой хронологической изоляции. Более важным фактором является импринтинг птенцов на окраску родителей. Поэтому, молодые гибридные птицы, разлетающиеся на восток и на запад от места рождения тем вероятнее могут найти себе пару, чем короче их послегнездовая миграция и чем больше в их окружении смешанных пар и гибридов. Эта поведенческая изоляция, вероятно, служит основным фактором, ограничивающим ширину и поддерживающим постоянство гибридной зоны (рис. 68).

**Рис. 68.** Частоты встречаемости фенотипов серой и черной ворон и их гибридов в гибридной зоне вдоль Транссибирской магистрали (из Блинов, 1998)



Пример третьего этапа обособления новых видов предоставляют сорокопуты-жуланы *Lanius*, группа близкородственных видов, полувидов и подвидов, наиболее полное изучение которых. с точки зрения изолирующих механизмов и гибридизации проведены Крюковым (1982) и Пановым (1989). Род *Lanius* сформировался в Африке, но рассматриваемая группа видов связана с Европой. *L. colurio* — европейский жулан, возник в западной палеарктике, сибирский жулан *L. cristatus* — в юго-восточной Азии. *L. colurio* — мономорфный вид, *L. cristatus* включает три викариирующих подвида *L. cr. cristatus, L. cr. superciliosus* и *L. cr. lucionensis*. В результате расширения ареалов этих видов, соответственно на восток и на запад, между ними возникла зона симпатрии (рис. 69). Однако, ни гибридизации (известен только один гибрид из под Томска), ни смещения признаков в результате межвидовой конкуренции не произошло. Кашгарский жулан, *L. isabelinus* имеет центрально-азиатское происхождение. Он образует тоже три подвида *L. i. isabelinus, L. i. speculagerus* и *L. i. tsaiclamensis*. Туркестанский жулан *L. phoenicuroides* — монотипический вид. Контакт ареалов *L. colurio, L. phoenicuroides* и *L. isabelinus* возник, по-видимому, позже, чем контакт ареалов европейского и сибирского жуланов.

Европейский и туркестанский жуланы образуют три отдельные зоны гибридизации: в восточном Казахстане, где в отрогах хребта Саур доля фенотипически узнаваемых гибридов достигает 68 %, в северном Приаралье, где редки и гибриды и оба контактирующих вида, из-за ограниченности мест удобных для гнездования, и в южном Прикаспии, где в отрогах хребта Эльбрус все жуланы имеют признаки, промежуточные

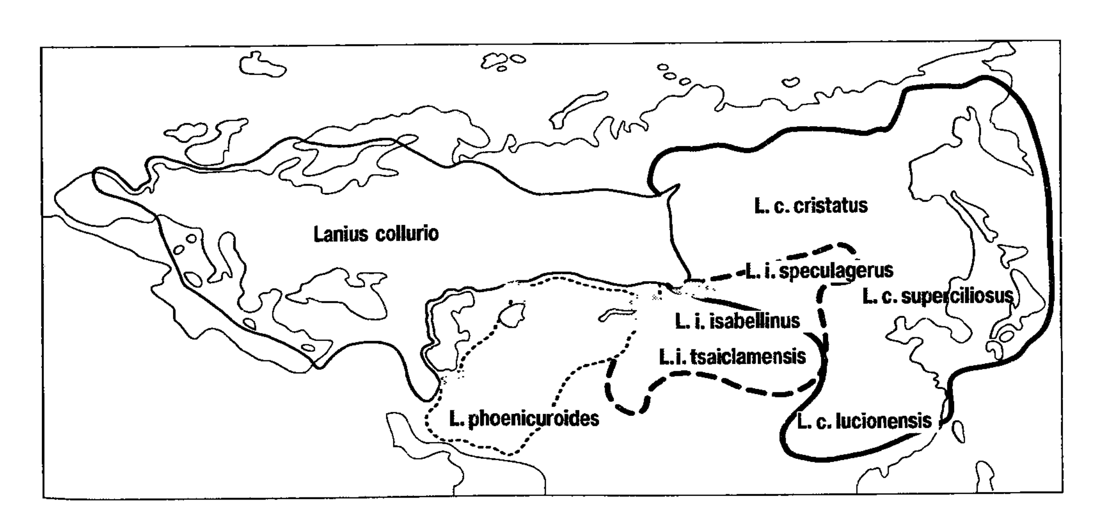



**Рис. 69.** Ареалы сорокопутов «группы cristatus» (по Крюкову, 1982)

между контактирующими видами. В области контакта *L. phoenicuroides* и *L. isabelinus* гибриды неизвестны. Крюков (1982) отметил, что изоляция видов обусловлена комплексом прекопуляционных механизмов: неярко выраженными биотопическими различиями, хронологической изоляцией по срокам гнездования и, главное, различиями брачных ритуалов. Возникновение ограниченных зон гибридизации внутри области перекрывания ареалов цитируемый автор объяснил вторичным соприкосновением расширяющихся ареалов. В то же время, вероятно, существует и гибридная депрессия. Во всех гибридных зонах доля самцов-гибридов составляет 60—73 %, тогда как в чистых популяциях она составляет 54—58 %. Ограниченность зон гибридизации и смещение в соотношении полов свидетельствуют о том, что дивергенция палеарктических сорокопутов-жуланов зашла дальше, чем у черной и серой ворон.

Таким образом, аллопатрическое видообразование действительно связано с расселением видов и адаптацией к новым условиям среды. Однако, изоляция во всех приведенных случаях не была жесткой. Это означает, что для дифференциации популяций решающее значение имеет отбор на адаптацию к локальным условиям, а не прекращение потока генов между краевым изолятом и остальными популяциями вида.

### *Парапатрическое видообразование*

Примеров дифференциации популяций в пределах ареала вида бесчисленное множество. У очень многих видов описаны подвиды, географические популяции и менее заметные различия между викариирующими на ареале системами локальных популяций. В качестве примеров можно напомнить подвиды обыкновенной белки *Sciurus vulgaris* (рис. 70) и географические популяции обыкновенной кряквы *Anas platyrhynchos*, гнездящейся на территории бывшего СССР, различающиеся по местам зимовок (рис. 71). Однако, для того, чтобы доказать именно парапатрическое видообразование, необходимо быть уверенным, что внутривидовая дифференциация происходила в пределах уже освоенного ареала, а не по мере расселения вида, что соответствовало бы аллопатрическому видообразованию.

О расселении видов, уже достигших уровня внутривидовой дифференциации, улавливаемой таксономическими методами, судить обычно трудно. Поэтому, надежнее в качестве парапатрического видообразования рассматривать дифференциацию популяций, обитающих вдалеке от границ ареала.

Хорошим примером такой дифференциации может служить группа очень близких видов или полувидов в системе надвида стеблевых мотыльков рода *Ostrinia* (Фролов, 1989). Ареал кукурузного мотылька *Ostrinia nubialis*, точнее, его расы, развивающийся на двудольных растениях (полыни, дурнишнике, конопле и др. растениях), щетинконогого мотылька

**Рис. 70.** Распространение 20 подвидов обыкновенной белки Sciurus vulgaris в Евразии (Тимофеев-Ресовский и др., 1969)

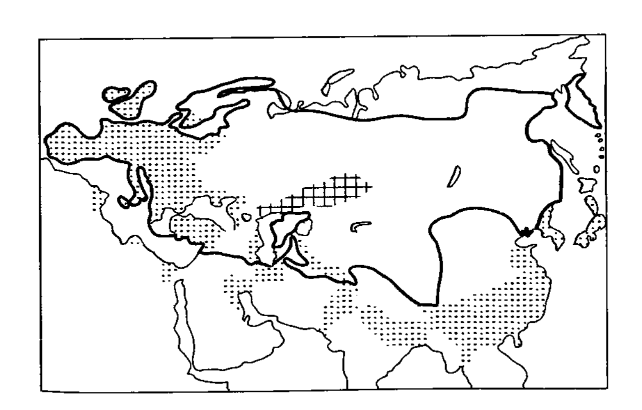


**Рис. 71.** Распространение географической популяции кряквы Anas platyrhychos (из Котлокова, Русанова, 1997)

*O. scapulalis* и нарынского мотылька *O. narynensis* охватывает почти всю зону умеренного и субтропического климатов Евразии, включая Японию. Виды различаются строением голени средней лапки. На голени имеется ямка, прикрытая пучками щетинок и чешуйками. У кукурузного мотылька ямка большая и голень вздутая: «большая голень». Этот признак детерминирован одним доминантным аллелем МТ. «Средняя голень», свойственная

нарынскому мотыльку, определяется полигенно, с сильным геном i. Этот ген рецессивен. «Малая голень», с маленькой ямкой, определяется сочетанием $Mt^+Mt^+i^+i^+$. Она свойственна щетинконогому мотыльку. Показано, что эволюция голени, а, следовательно, и дифференциация мотыльков шла в направлении от *O. scapularis* к *O. nubialis*.

На Украине западные области: Закарпатье, Львовская, Черновицкая и Тернопольская заселены *O. nubialis*. В Житомирской, Винницкой и части Киевской областей его сменяет *O. narinensis*. Еще восточнее, в Киевской, Черкасской, Сумской, Днепропетровской областях распространен *O. scapulalis*. Между видами существует интрогрессия генов, что устанавливается по изменчивости диагностических признаков. Налицо парапатрическая дифференциация, которую можно было считать системой недавно дивергировавших близких видов, если бы в Херсонской области, на юге Украины, все три формы не встречались в одной популяции, в которой признак строения голени представлен полиморфизмом. На Северном Кавказе, в Краснодарском крае картина иная. Там существуют популяции переходные между *O. scapulalis* и *O. nubialis*. На этих основаниях Фролов пришел к выводу, о том, что *O. scapulalis* представляет собой переходную форму между *O. narinensis* и *O. nubialis*, а все три формы являются полувидами надвида щетинконогого мотылька. Существование полиморфизма и переходных форм вблизи ареалов форм более четко различающихся между собой подтверждает то, что их дифференциация происходила парапатрически в рамках существующего ареала, а не при расселении.

### *Симпатрическое видообразование*

Многие зоологи, особенно териологи и орнитологи, вслед за Э. Майром (1968, 1974) считают доказанным только аллопатрическое видообразование, рассматривая парапатрическое как частный случай аллопатрии. В основе этой точки зрения лежат с одной стороны, представление о населении вида, как о системе викариирующих и не структурированных внутри себя локальных популяций, с другой — эврибионтность высших позвоночных, обуславливающая низкую зависимость этих животных от незначительных особенностей существования соседних локальных популяций. Поэтому, наиболее наглядные примеры симпатрического видообразования предоставляют рыбы и насекомые.

У насекомых олигофагов известно много примеров существования экологических рас, приуроченных к разным кормовым растениям. Их возникновение нельзя интерпретировать с позиций аллопатрии или парапатрии. Подобным примером может служить яблоневая плодожорка *Laspeyresia pomonella* (см. 6.2).

Яркими примерами симпатрического видообразования являются озерные «пучки форм» — группы близких видов, подвидов или рас рыб, обитающих

в одном и том же озере. Таковы 5 форм севанской форели *Salmo ischan*, обитающие только в оз. Севан, в Армении. К сожалению, интродукция в Севан сига, падение уровня озера на 16 м и его эвтрофикация нарушили внутривидовую структуру этого лосося (Савваитова и др., 1989).

До этих трансформаций, начавшихся в 50-х годах XX в. в озере обитали: зимний ишхан, крупная, до 90 см длиной и 15 кг весом форма, размножавшаяся в озере и представленная двумя аллохронными и аллопатричными группировками. Первая из них нерестилась в октябре—январе в северо-западной части озера на глубине 0,5—4 м, вторая — в январе—марте в юго-восточной части озера на глубине 0,5—20 м. Гегаркуни — мелкая, до 45 см, проходная форма, нерестившаяся в реках, впадающих в Севан. Часть рыб этой формы входила в речки с уже созревшими половыми продуктами и нерестилась поздней осенью—зимой (до января) вблизи устьев. Другая часть поднималась в верховья речек и нерестилась в основном зимой. У нее половые продукты созревали во время миграции. Летний ишхан — тоже мелкая форма, размножался летом частично в озере, частично в речках близ их устьев. Боджак — карликовая тугорослая форма, размножался в озере в октябре — ноябре в прибрежной зоне на глубинах 0,2—15 м. Другая часть этой формы размножалась в январе — марте на глубине до 35 м. Таким образом, расы и их подразделения были изолированы по местам и срокам нереста, хотя эта изоляция и не была абсолютной, расы стабильно существовали. Возраст их формирования оценивается в 10—20 тысяч лет.

Подобные системы рас известны у эндемичных лососей Охридского озера на балканах, цехлид из озера Виктория в Африке, бычков Байкала и ряда других пучков озерного видообразования.

В противовес трактовке этих случаев, как примеров симпатрического видообразования, Майр выдвинул предположение, что вид-родоначальник при вселении в озеро дифференцировался по мере освоения акватории по схеме аллопатрической дивергенции, или происходили повторные вселения. Затем обособившиеся расы стали вторично симпатричными. С экологических позиций это предположение не выдерживает критики. В озерах отсутствуют географические изолирующие барьеры. Ничто не препятствовало расам севанской форели изменять места и сроки нереста. Собственно, это и произошло при усыхании озера, которое обусловило утрату нерестилищ зимнего и летнего ишхана и боджака. Ишхан стал заходить для нереста в реки, что привело к перемешиванию рас Севанской форели и утрате их своеобразия на фоне общего падения численности вида.

Теоретическими основами концепции симпатрического видообразования являются:

1) представление о том, что популяции внутри себя структурированы, что обеспечивает возможность увеличения численности внутрипопуляционных группировок;

2) эффективность дизруптивного отбора в том случае, если он идет по признакам, связанными с размножением;

3) тем, что дивергенция уже обособившихся популяций зависит не только от степени их изоляции, но и от интенсивности движущего отбора, направленного на адаптацию каждой из них к условиям свойственной ей субниши.

В заключение анализа аспекта проблемы видообразования, рассматривающего пространственные характеристики этого процесса, следует подчеркнуть, что противопоставление аллопатрического и симпатрического путей возникновения новых видов не имеет под собой реальной основы. Аллопатрия связана с расселением и обособлением краевых изолятов. Парапатрия — дивергенция викариирующих популяций внутри ареала. Симпатрия — подразделение первично единой популяции на две или более дочерних с их дальнейшей дивергенцией. Нетрудно заметить, что эти три типа видообразования представляют собой звенья непрерывной цепи способов дивергенции популяций, обусловленных взаимодействием интенсивностей изоляции и отбора.

### *Селективные и неселективные механизмы видообразования*

Изучение процессов видообразования не исчерпывается анализом территориальных взаимодействий популяций. Многообразие конкретных путей внутривидовой дифференциации и возникновения новых видов можно подразделить на два крупных класса механизмов дивергенции популяционных структур:

1) ситуации, когда интенсивный естественный отбор приводит к такой перестройке генотипов, которая определяет и адаптацию к новым условиям, и изоляцию от исходной формы;

2) ситуация, когда сначала возникает изоляция от исходной формы, а адаптация к новым условиям формируется в уже изолированной группировке.

Примером первого из этих классов может служить сравнительный ряд дифференциации по кормовым растениям жуков-листоедов (Chrisomelidae) (Гриценко и др., 1983). *Chrisomela aenea* питается листьями ольхи, и на этом дереве проходит весь цикл развития и личинок, и имаго. Ольха обычно растет на влажной, богатой азотом почве. Травяной ярус в ольшаниках часто представлен крапивой. Иногда личинки не удерживаются на поверхности листьев ольхи и падают на землю. Большинство из них гибнут, но у некоторой части возникло приспособление к питанию листьями крапивы. Такие личинки завершают метаморфоз. При этом имаго никогда не откладывают яйца на крапиву, питание которой можно рассматривать как результат жесткого отбора в экстремальных условиях. Изоляции между жуками, развившимися на крапиве и на ольхе нет. Имаго летают. У листоеда *Agelastica alni* так же питающегося листьями ольхи, преимущественно молодых деревьев, растущих в смешанных древостоях вместе с березой и осиной на пиках численности

жуки полностью объедают кроны молодых ольх и перебираются на соседние березы и осины, на которых часто откладывают яйца. Личинки, вылупившиеся из этих яиц, проходят весь жизненный цикл на этих деревьях.

Следующим этапом дивергенции будет формирование биологических рас по кормовому растению. Так, у *Phyllodecta vittelinae* существуют две расы, одна из которых питается листьями нескольких видов ив, главным образом, прибрежных, а другая — листьями осины.

Другой пример очень быстрого преобразования под действием интенсивного отбора в отсутствие внешних изолирующих барьеров демонстрируют двустворчатые моллюски родов *Syndosmia* и *Cerastoderma* в Аральском море (Андреева, 2001) (см. 13.3).

Второй класс процессов видообразования, когда изоляция возникает первично, а классическая дивергенция изолированных форм может отсутствовать, обычно наблюдается при возникновении полиплоидов. Тетраплоидность или большее четное число наборов хромосом, как правило, изолирует полиплоид от исходного вида. Нарушение четности нарушает мейоз и возникает первичная посткопуляционная изоляция. Само по себе возникновение полиплоидии — редкое событие. Аутплоидия является мутацией, возникающей не чаще других мутаций (см. 1.1). Аллоплоидия — следствие случайной гибридизации. Следовательно, она тоже должна возникать относительно редко. Дополнительным ограничением полиплоидного видообразования является необходимость такого увеличения численности потомков, которое обеспечивало бы их устойчивое существование в череде поколений. У большинства растений это достигается путем вегетативного размножения. У животных полиплоидные особи должны вырабатывать сложные механизмы избежания скрещивания (прежде всего через партеногенез или гермафродитность) и обладать высокой плодовитостью. Возможно именно поэтому полиплоидия существует у многих рыб, некоторых амфибий и рептилий, но неизвестна у птиц и млекопитающих.

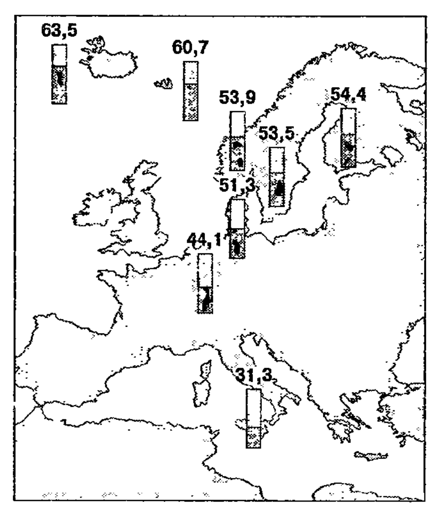



**Рис. 72.** Распространение полиплоидных видов цветковых растений во флорах Западной Европы (Тимофеев-Ресовский и др., 1969)

Среди растений известно множество полиплоидных видов. Полиплоиды составляют значительную часть флоры Арктики, субарктики и высокогорий (рис. 72). Среди рыб полиплоидное происхождение

показано для Protopteridae, ряда видов Acipenseridae (вплоть до октоплоидии), Polyodositidae, Salmonidae Cyprinidae, Catastomidae, Covitoreae, Callichtidae. В целом из примерно 2000 кариологически изученных видов рыб, 150 — полиплоиды (Васильев, 1985).

Аллополиплоиды у растений часто обладают достаточно высокой конкурентоспособностью. В Англии *Spartina tawnsendii* (2n=120) является гибридом между *S. alternifolia* (2n=70) и *S. striata* (2n=50). Гибридный вид вытесняет оба родительских (Muncig, 1963, цит. по Завадскому, 1968). В Восточной Сибири существует гибрид сибирской рябины *Sorbus sibirica* и кизильника *Cotaenaster melanocarpa*, обладающий признаками промежуточными между родительскими видами. Популяция этого гибрида *Sorbocotaenaster* занимает территорию в сотни километров на юге Якутии (Поздняков, 1952). В ряде случаев межвидовые гибриды растений возникают политопно — в разных частях симпатрического обитания родительских видов. Это показано для рогоза *Typha glauca*, гибрида *T. angustifolia* и *T. latifolia*. В местах возникновения этого гибрида его куртины вытесняют заросли *T. angustifolia* (Мавродиев, 1999).

Сложный тип гибридогенеза представляет собой сетчатое видообразование, описанное у рыб и ящериц. В нашей стране оно было детально изучено И. С. Даревским с сотрудниками у группы видов скальных ящериц *Lacerta sacsicola* в Армении, и супругами Васильевыми у щиповок *Cobitis* в Подмосковье. Соотношение родственных видов кавказских ящериц показано на рис. 73.







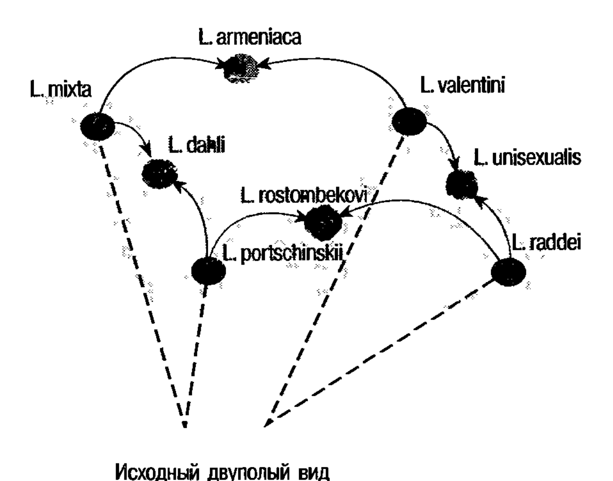



**Рис. 73.** Гибридогенное видообразование в группе кавказских скальных ящериц рода Lacerta (по Боркину, Даревскому, 1980, из Кайданова, 1966)

Как показали Васильев и др. (1993) в Подмосковье щиповки представлены двумя диплоидными видами *Cobitis taenia* и *C. granoei*, обитающими симпатрично. Кроме них на тех же нерестилищах представлены триплоиды и тетраплоиды с двумя разными кариотипами, первый из которых содержит геном триплоида и геном *C. taenia* ($3n+n_t$), а другой — геном триплоида и *C. granoei* ($3n+n_g$). Соотношение генотипов на нерестилище 28,2% диплоидов, 37,9% триплоидов, 15,5% $3n+n_t$ и 18,4% $3n+n_g$. Триплоиды представляют собой результат оплодотворения диплоидного яйца неизвестного вида щиповок спермием *C. taenia*. Это доказывается анализом кариотипа и электрофорезом 21 фракции 5 полиморфных ферментов. Триплоиды размножаются гиногенетически. Редко встречающиеся триплоидные самцы стерильны. Тетраплоидные формы представлены и самцами и самками, но, по мнению авторов, размножение у них тоже гиногенетическое. Происхождение полиплоидных щиповок показано на рис. 74.

***Темпы видообразования***

Майр (1974, с. 378) писал: «Вероятно ни о каком другом аспекте видообразования мы не знаем так мало, как о темпах этого процесса». За истекшие четверть века появились данные, позволяющие утверждать, что возникновение новых видов может происходить очень быстро.

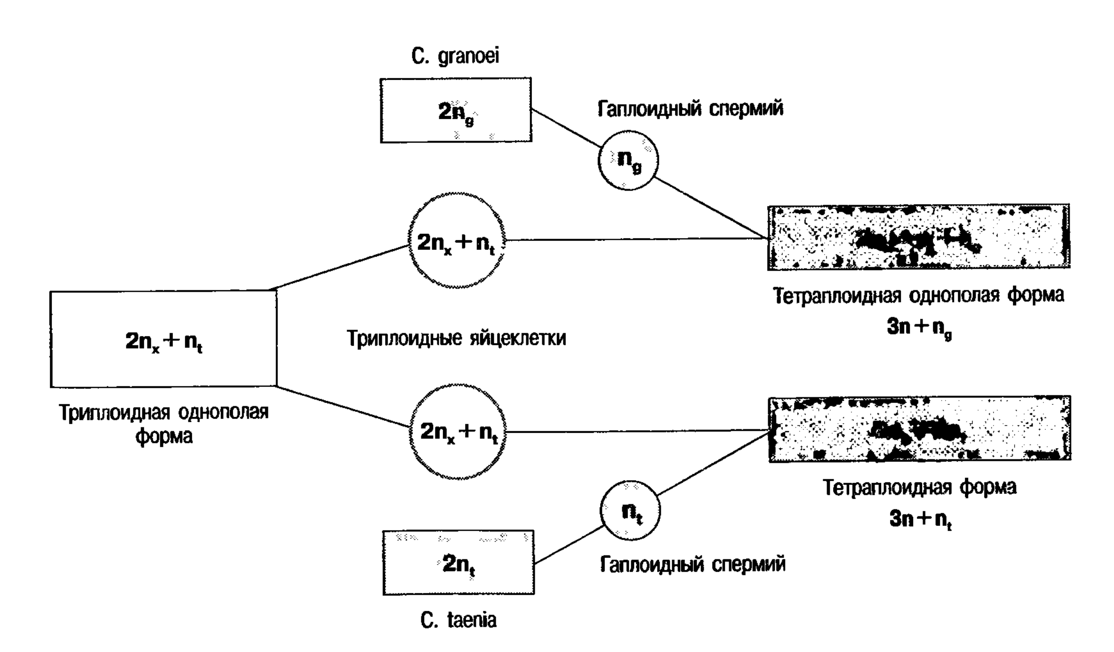



**Рис. 74.** Происхождение полиплоидных щиповок (из Васильева, Васильевой, 1993)

Выше показано, что полная изоляция генофондов дочернего и родительского видов может при полиплоидизации возникать за одно поколение. Другое дело, что в этом случае возникновение самого генофонда дочернего вида, происходящего от единственной особи, формируется либо при наличии вегетативного размножения (у растений), либо при наличии у животных высокой выживаемости потомства.

Видообразование при освоении новых экологических ниш и жестком отборе может происходить за десятки лет и за десятки поколений. Таково освоение полевицей *Agrostis taenia* отвалов шахт, обогащенных свинцом и медью (см. 3.1), таково освоение эпифаунистической экологической ниши двустворчатым моллюском *Cerastoderma isthmiaem*, давшем в Аральском море новый вид примерно за 20—30 лет, после вымирания его конкурентов — моллюсков родов *Dreissena* и *Hypanis* (см. гл. 13).

Датированные случаи более медленного видообразования позволяют оценить его темпы в десятки тысяч лет. Так, на острове Минданао (Филиппинские острова) примерно 10 тыс. лет назад произошло извержение вулкана. Поток лавы запрудил горную речку, и возникло озеро Лаоно. В речке обитала и до сих пор обитает рыба *Barbus binotatus*. За время существования озера от этого вида в нем возникли 16 новых видов, относящихся к 4 новым родам. Примерно такие же (первые десятки тысяч лет) оценки темпов видообразования относятся к эволюции дрозофил на Гавайских островах. Фауна дрозофил Гавайев включает около 500 видов. Фауна каждого острова уникальна и обусловлена повторными вселениями на него немногих мигрантов с других островов, и последующим видообразованием на самом острове (Carson, 1973).

Более медленные процессы видообразования, как правило, не поддаются достаточно точной датировке. Темпы эволюции по палеонтологическим данным позволяют судить о продолжительности существования таксона и о скорости филогенеза (см. гл. 11, 12).

Не случайно, оценивая темпы эволюции, палеонтологи опираются на данные по родам и семействам, но очень редко по видам, изучаемых ими таксонов. Сложность оценки темпов видообразования по палеонтологическим данным состоит еще и в том, что вид, возникнув за относительно небольшой промежуток времени, затем может очень долго существовать в фенотипически неизменном состоянии. Пределом такого стационарного состояния видов является персистирование — существование «живых ископаемых», сохраняющих свой облик в течение миллионов лет — десятков, и даже сотен миллионов лет.

Сказанное означает, что, в принципе, темпы видообразования могут меняться от возникновения вида (новой видовой формы, по Завадскому, 1968) за одно поколение до нуля, то есть до отсутствия возникновения новых видов за известное палеонтологии время существования таксона.

Однако, дискуссия о темпах видообразования продолжается, начиная с работ одного из основателей научной генетики Г. де Фриза (1908) до настоящего времени. Сторонники синтетической теории эволюции обычно склоняются к градуализму — представлению о медленности и постепенности видообразования. Их противниками обычно выступают сторонники сальтационизма — скачкообразного быстрого видообразования. Абсолютизация этих точек зрения порождает дискуссии. Не останавливаясь на ранних концепциях сальтационного видообразования (см. 3.3) следует охарактеризовать сформулированную Гулдом и Элдереджем (1976) концепцию прерывистого равновесия (punctuated equelibria). Согласно этой теории, в эволюции чередуются периоды быстрого видообразования и длительные периоды, в течение которых виды остаются неизменными. Эта концепция была разработана на изучении палеонтологического материала по ряду видов брюхоногих моллюсков в донных отложениях озера Туркана в южной Эфиопии. Авторы обнаружили, что быстрое видообразование происходило за периоды от 5 до 50 тысяч лет, в среднем 25 тысяч лет, тогда как перерывы видообразования — стазис занимают сотни тысяч лет. В перерасчете на поколения это означает видообразование за десятки-сотни поколений и стазис в течение тысяч поколений.

Концепция прерывистого равновесия встретила бурю критики. Генетики подсчитали, что 25 тысяч лет эволюции гастропод соответствовали бы эксперименту по отбору у дрозофилы, длившемуся 600 лет, или эксперименту по отбору у мышей продолжительностью 1 тыс. лет. Сопоставляя эти сроки с продолжительностью опыта Кайданова (см. 4.2), нетрудно представить себе, каких результатов можно было бы добиться при столь длительном отборе. Другими словами, 25 тыс. лет далеко не самое быстрое видообразование. Геологи, исследовавшие осадки на дне озера Туркана, пришли к выводу, что периоды быстрой эволюции, выявленные Гулдом и Элдереджем, на самом деле представляют собой периоды регрессии (усыхания) озера, когда в результате колебаний климата накопление осадков сокращалось и даже происходило частичное размывание верхних слоев. Согласно этим данным, периоды быстрой эволюции — палеонтологический артефакт, обусловленный тем, что при сокращении накопления осадков в них захоранивается мало раковин и кажется, что эволюция идет быстрее.

Тем не менее, несмотря на всю критику, концепция прерывистого равновесия оказалась полезной, так как, благодаря ей, биологи обратили внимание на эволюционный стазис. Виды, раз возникнув (какими бы темпами не шел процесс видообразования), затем длительное время существуют в фенотипически неизменном состоянии.

## 6.4. Развитие концепции вида

Вид является одной из базовых категорий биологии. Когда обсуждают биологическое разнообразие, прежде всего пишут о видовом разнообразии — числе видов в биосфере, данном регионе, данной экосистеме. Общебиологическое значение проблемы вида, или теории вида состоит в том, что многие проявления жизнедеятельности организмов на всех уровнях организации, от молекулярного до этологического и популяционно-видового, видоспецифичны. Видоспецифичность позволяет экстраполировать данные, полученные на ограниченной выборке на вид в целом, и, в то же время, не допускает экстраполяции видоспецифических особенностей на другие виды. Поэтому, четкое различение видов необходимо биологу любой специальности, а концепция вида, как основа систематики в прикладном аспекте этой науки — инвентаризации биологического разнообразия — проникает во все области биологии. В то же время, виды возникают в процессе эволюции и биолог, их изучающий, имеет дело не только с разнообразием видов, но и с разнообразием этапов их дифференциации. Отсюда сложность обобщения огромного разнообразия существующих в природе ситуаций, и множественность подходов к подобным обобщениям.

Концепции вида — объяснения сущности этого явления — возникали и развивались по мере накопления фактических данных и развития теории эволюции. Надо, правда, отметить, что некоторые современные концепции представляют собой хорошо забытое и вновь открытое старое, а некоторые старые концепции до сих пор не утратили своего значения. Поэтому изложение концепций вида целесообразно представить в форме исторического обзора.

Термин «вид» был впервые применен Аристотелем (384—322 гг. до н. э.). Однако, в его работах эта категория была логической, а не биологической. Вид, как группа организмов, сходных между собой, обозначал их общность, более частную чем род — более широкую общность. Однако, эта более широкая общность трактовалась как вид по отношению к еще более разнообразной совокупности. Современному пониманию вида у Аристотеля соответствовало понятие «порода». Он описал около 500 пород животных. Эта трактовка вида просуществовала вплоть до XVII в., когда английский ботаник Дж. Рей (1686) сформулировал представление о биологическом виде, как о совокупности организмов, отличающихся друг от друга не сильнее, чем различаются дети одной пары родителей. Тем самым Рей превратил логическую категорию в биологическую. Ему же принадлежит честь введения термина «вид» — species (от латинского speciere — рассматриваю, разглядываю) и введение бинарной номенклатуры.

Базовой категорией биологии вид стал только в результате работ К. Линнея (1701—1778). Линней первым сформулировал представление о том, что на Земле нет ни одного организма, который не принадлежал бы

к какому-либо виду. Благодаря Линнею, вид стал основной категорией систематики, а сама систематика (=таксономия) стала наукой. Линней ввел в употребление диагнозы таксонов и иерархическую организацию таксономических категорий. Диагноз — краткое описание признаков, инвариантных у всех особей данного таксона. Инвариантность признаков вида, как и господствующее представление о божественном творении, подразумевали неизменность видов во времени — отсутствие эволюции. Изменчивость — это флуктуации признаков вокруг типичной организации и в пределах этой организации. Не признаки определяют вид, а принадлежность к данному виду определяет признаки составляющих его организмов.

Представления Линнея являются сутью **типологической концепции вида. Согласно этой концепции виды дискретны. Каждый вид отделен от других видов хиатусом — перерывом в постепенности изменения признаков. Как совокупности организмов виды реально существуют в природе.** В практической систематике типологическая концепция означала необходимость сравнения особи с типовым экземпляром вида — голотипом, паратипами или с типовой серией. Голотип — особь, по которой вид был впервые описан. Сравнение проводилось по внешним признакам, доступным для наблюдения без расчленения особи. Это позволяло пользоваться музейными коллекциями и создавать их, сохраняя голотипы.

Типологическая концепция работает и в настоящее время в практической систематике многих групп животных и растений. Она применяется в случаях первоописания видов, в тех случаях, когда систематика таксона плохо разработана и допускает только сравнение по внешнему виду, когда в руках систематика мало особей и т. п.

Однако, по мере накопления материала, особенно по мере перехода от описания локальных фаун и флор к более широким описаниям в пределах больших территорий, стало выясняться, что видовые признаки не столь стабильны, а виды далеко не всегда ограничены друг от друга четким хиатусом. Возник вопрос о критериях вида. В связи с этим обратили внимание на оборотную сторону критерия видовой принадлежности, предложенного Реем: если вид — это общность организмов, воспроизводящих свои признаки в потомстве, то при скрещивании особей разных видов, видовые признаки не должны воспроизводиться. Ж. Бюффон (1707—1788) — крупнейший французский естествоиспытатель второй половины XVIII в., пришел к представлению о том, что все организмы, которые при скрещивании дают нормальное плодовитое потомство, принадлежат к одному виду, тогда как те организмы, которые нельзя скрестить, или при их скрещивании нет потомства, или потомки стерильны, или не жизнеспособны, принадлежат к разным видам. Бюффонов критерий нескрещиваемости позволил укрупнить виды. Потомство от скрещивания близких видов часто вполне нормально и плодовито. Кроме того, этот критерий позволял сохранить пред-

ставление о дискретности видов в тех случаях, когда не удавалось выявить хиатус по внешним признакам фенотипа. Нескрещиваемость считалась объективным критерием вида вплоть до начала XX в., когда, по мере накопления материала, постепенно выяснилось, что нормальными и плодовитыми часто бывают и межродовые гибриды, а в ряде случаев стерильны или не жизнеспособны потомки от скрещиваний особей разных популяций одного вида. Несмотря на то, что Э. Майр (1968) категорически возражал против использования критерия нескрещиваемости, как вспомогательный он употребляется и в настоящее время.

Ученик Бюффона Ж. Б. Ламарк первоначально придерживался представления о неизменности и дискретности видов. Однако, сформулировав первую теорию эволюции, он отказался от этой точки зрения. Отсутствие четких границ между близкими видами, обусловленное их изменчивостью, служило ему одним из аргументов, подтверждающих существование эволюции. Идея наследования благоприобретенных признаков диктовала представление о том, что в ходе эволюции меняются не виды, а особи в чреде поколений. В результате Ламарк пришел к отрицанию реального существования видов в природе. Он писал: «...Равным образом можно утверждать, что в действительности природа не образовывала среди своих произведений ни константных классов, ни отрядов, ни семейств, ни родов, ни видов, но отдельных особей, последовательно сменяющих друг друга и сходных с породившими их» (Ламарк. Философия зоологии. Т. 1. 1935. С. 33). Противопоставляя эволюцию неизменности видов, Ламарк создал **номиналистическую концепцию вида. Nomen — имя, название. Виды не реальны. Существуют только их названия, придуманные людьми для собственного удобства, в природе существуют только особи.** В результате возникла дилемма: либо виды без эволюции, либо эволюция без видов и, тем самым, проблема реальности вида.

Некоторые высказывания Дарвина позволили ряду эволюционистов считать и его сторонником номиналистической концепции. В заключении к «Происхождение видов...» он писал: «Мы вынуждены будем также признать, что единственное различие между видом и хорошо выраженными разновидностями заключается лишь в том, что последние, как достоверно известно или предполагается, связаны между собой в настоящее время промежуточными ступенями, между тем как виды были связаны таким же образом в прошедшее время. Отсюда, не отбрасывая того соображения, что в настоящее время существуют промежуточные ступени между двумя любыми формами, мы будем вынуждены взвешивать более тщательно и более ценить размеры действительного различия между ними. Весьма возможно, что формы, теперь обыкновенно признаваемые за разновидности, впоследствии будут признаны достойными особых видовых названий; и в таком случае язык науки и обыкновенная речь достигнут большего согласия.

Словом, мы будем относиться к видам таким же образом, как относятся к родам те натуралисты, которые допускают, что роды — только искусственные комбинации, придуманные ради удобства. Многим такая перспектива, может быть, не улыбается, но зато мы навсегда освободимся от тщетных поисков за неуловленной до сих пор и неуловимой сущностью слова «вид». (Происхождение видов......, 1937, с. 663—666). С другой стороны, Дарвин в шестой главе «Происхождения видов..» писал: «Подводя итог сказанному, я полагаю, что виды обладают довольно хорошо определенными границами, и ни в какой период не бывает неразрешимого хаоса изменяющихся и промежуточных звеньев.» (там же, с. 396). Эта цитата, указывающая на дискретность видов, служит основой другим биологам считать Дарвина сторонником реальности видов.

Независимо от интерпретации взглядов Дарвина, надо признать, что эволюционная теория, доказав изменяемость видов, и формирование их на основе разновидностей, поставила под вопрос представление о реальности вида и о виде, как элементарной общности организмов.

Вопрос о реальности вида в современной литературе решен положительно. Собственно, ни у систематиков-практиков, ни у экологов реальность вида никогда не вызывала сомнений. Тем не менее, представление о реальности вида нуждается в обосновании. Сторонники биологической концепции отрицали реальное существование видов у организмов, не размножающихся половым путем с участием двух родителей.

1. Вид реален, как общность организмов (система популяций), имеющих общее происхождение, унаследовавшая от своих предков и приобретшая в процессе видообразования признаки, свойственные всем особям этого вида. Следствием видовой специфичности является ограниченность адаптивных возможностей вида при изменении условий его существования. Например, сазан *Cyprinus carpio* распространен по всей палеарктике, от Пиренейского полуострова до Китая. Вид обитает и в пресных и в солоноватых водах, образует и туводные и проходные популяции. Аральский подвид *C. carpio aralensis* обитал в Аральском море, реках Амур-Дарье и Сыр-Дарье, озере Балхаш. Оптимум солености в Аральском море для этого подвида составлял 8%. До экологической катастрофы, обусловленной усыханием озера-моря и повышением солености его воды, уловы сазана составляли около 30% общей добычи рыбы в этом водоеме. Повышение солености до 12—14% привело к тому, что в середине 70-х годов XX в. в Аральском море сазан вымер. При повышении солености до 10% начинается снижение жизнеспособности сперматозоидов и снижение оплодотворения икры, с 12% возрастает число уродств эмбрионального развития, при солености 14% гибнут полуторамесячные мальки (Андреев, 1999). Унаследованные от предков границы адаптивных возможностей являются общей характеристикой всех особей данного вида (в приведенном примере — подвида).

2. Этот же пример показывает, что в каждый данный момент времени вид реален как экологический компонент экосистемы, занимающий свою, только ему присущую экологическую нишу. Следствием экологической специфичности является взаимная заменяемость популяций, принадлежащих к одному виду и не заменяемость популяций разных видов. Взаимозаменяемостью популяций обусловлена возможность реакклиматизации видов на тех территориях, где данный вид вымер или был уничтожен. Примером может служить восстановление ареалов соболя *Martes zibellina* представленное на рис. 75. Аналогичным примером является восстановление ареала бобра *Castor fiber*. Так, в республике Коми реакклиматизация бобра началась 1938 г. и закончилась в 1973 г. За этот период было выпущено 102 бобра, отловленных в Белоруссии и 131 бобр из Воронежской области. Эти бобры принадлежат соответственно к западноевропейской и восточноевропейской расам. Воронежские бобры имеют очень темный мех, тогда как белорусские — светлее. Есть и морфологические различия. Бобры в Коми прижились, перемешались и расселились по территории республики. При этом они приобрели признаки, присущие не гибридам между расами, а тем бобрам, которые были уничтожены на данной территории в конце XIX в. Мех стал более светлым, как у норвежских бобров, размеры тела увеличились, изменилась форма черепа и ряд других признаков (Соловьев, 1991).

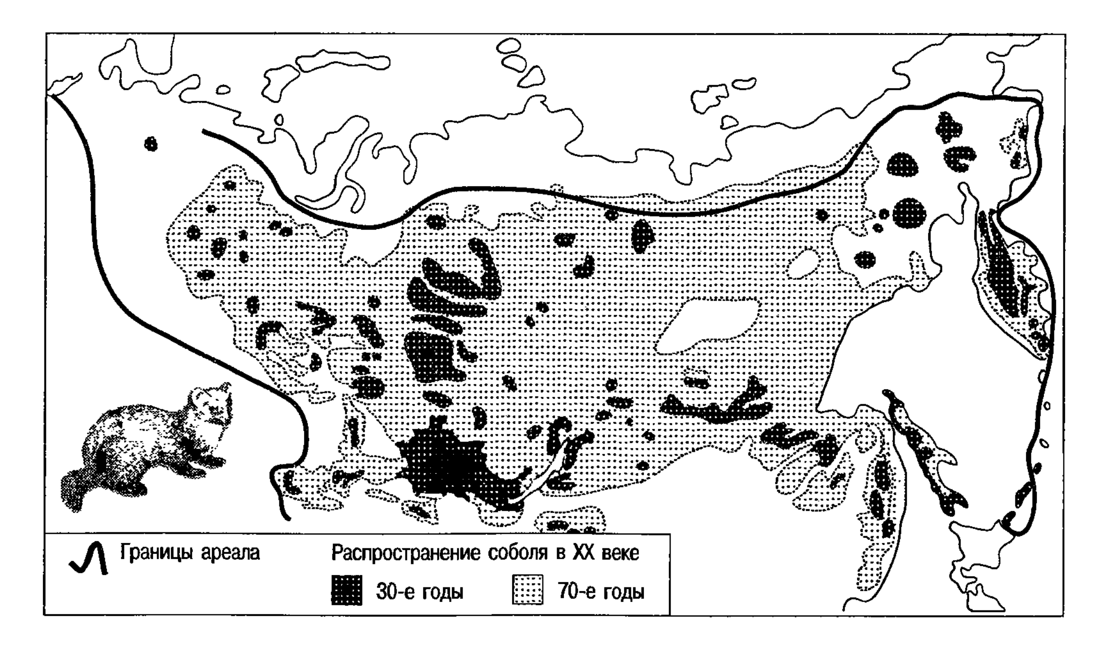



**Рис. 75.** Восстановление ареала соболя Martes zibellina (из Яблокова, Юсупова, 1989)

Таким образом, популяции внутри вида действительно взаимозаменимы. Популяции разных видов не взаимозаменимы. Полувиды или виды сорокопутов-жуланов сосуществуют не смешиваясь.

3. Вид не только система взаимозаменимых популяций, он представляет собой интегрированную систему. На генетическом уровне интегрированность поддерживается обменом генами между популяциями, обеспечиваемым миграцией особей. На фенотипическом — конгруэнциями, межорганизменными корреляциями (С. А. Северцов, 1951). Примерами конгруэнций, адаптаций, обеспечивающих снижение остроты внутривидовой конкуренции, могут служить ритуализированная агрессия, включая «турнирное», не повреждающие противника «оружие» — рога парнокопытных, используемое самцами в боях за самку; забота о потомстве, включая его защиту от хищников; взаимное оповещение об опасности, и тому подобные реакции, часто вредные особи, но полезные виду в целом.

Таким образом, в каждый данный момент времени вид реален, как компонент биосферы. Это не противоречит непрерывности эволюции. Как показано выше, виды, возникнув, длительное время существуют в стационарном состоянии. Именно поэтому они «обладают довольно хорошо выраженными границами, и ни в какой период не бывает неразрешимого хаоса изменяющихся и промежуточных звеньев». На самом деле, бывают очень трудно разрешимые случаи (см. ниже).

Реакцией на признание эволюции явились поиски элементарных видов, начатые Жорданом (1873), выделившим несколько нерасщепляющихся линий у самоопыляющегося растения весенней крупки *Erophlia verna*. Идею элементарных видов, названных жорданонами, подхватили в начале XX в. первые генетики. Работы де Фриза по мутациям у ослинника Ламарка *Oenothera lamarqiana* и работы Иогасена по чистым линиям у фасоли относятся к этому направлению исследований. Жорданон, как далее неделимый истинный вид, противопоставлялся линнеону — виду практических систематиков, содержащему разновидности, а потому не элементарному и не истинному.

Изучение видов в природе привело к противоположному результату. В начале сформировалось представление об ареале вида — той части земной поверхности, в условиях которой вид существует, потому что он приспособлен к этим условиям. Затем, Семенов-Тян-Шанский (1910) сформулировал представление о том, что «разновидности» Дарвина, являясь этапом видообразования, имеют географическую приуроченность. Им введена категория подвида subspecies и предложена тринарная номенклатура. Возврат в дарвиновскому эволюционному подходу ярче всего выразил акад. Комаров (1927), давший определение, согласно которому «вид есть совокупность поколений, происходящих от общего предка, и под влиянием среды и борьбы за существование, обособленных отбором от остального мира живых существ, вместе с тем вид есть определенный этап в процессе эволюции».

О том, что вид и результат и этап эволюции, вспомнили через 40 лет. Это выразилось в «Эволюционной концепции вида» (Haffer, 1986), согласно которой, вид — это система популяций, обладающая собственной филогенетической историей и собственными тенденциями дальнейшей эволюции. С этим подходом солидаризировался Е. Н. Панов (1993). Несмотря на несомненную правильность такой интерпретации вида, сложность состоит в том, что она приложима к любым внутривидовым категориям, начиная с локальной популяции, то есть не позволяет выявить специфичность видового уровня.

Признание эколого-географической дифференциации вида, как системы подвидов, означало возникновение концепции политипического вида. Эта концепция противопоставляла сложную структуру видов в природе жорданонам. Впрочем, о жорданонах забыли к 30-м годам XX в., когда по мере развития генетики выяснилась искусственность их выделения. Политипическая концепция, напротив, развивалась и, по мере накопления фактов, выявлялись все более сложные организации более или менее близкородственных систем популяций.

Если эколог или популяционный генетик работает в какой-либо точке, в одной экосистеме, например, в Каракумах или на плато Путорана, он исследует лишь небольшую часть видового ареала и, тем самым, легко различает даже близкие виды, сосуществующие на этой территории. При подобных исследованиях, когда **их предметом служит одна или несколько соседних локальных популяций, применима концепция одномерного (точнее безмерного — nondimensional) вида (Майр, 1968). В рамках этой концепции внутривидовые различия можно не учитывать.**

Если вид исследуют в пределах его ареала, выявляются различия географических популяций — подвидов, экологических рас и аллохронных структур. При таком подходе исследователь вынужден пользоваться **концепцией многомерного (multidimensional) вида (Майр, 1968), являющейся дальнейшим развитием политипической концепции.** По-видимому, первым биологом, сформулировавшим концепцию многомерного вида, но не употреблявшим этого термина, был Н. И. Вавилов (1931). Он интерпретировал линнеевский вид как систему, состоящую из взаимодействующих друг с другом географических и экологических рас, каждая из которых имеет собственную экологическую и генетическую специфику. При расселении на новые территории вид «использует генетический потенциал тех рас или подвидов, которые наиболее соответствуют новым условиям». Эта работа Вавилова примерно на 30 лет обогнала свое время. Представление о многомерном виде вошло в обиход в 60-х годах XX в.

Поскольку эволюция непрерывна, исследователи иногда застают системы популяций на таком этапе их дивергенции, когда трудно считать вид единым, но, в то же время, дивергирующие группировки еще не до-

стигли полной обособленности и им трудно придать ранг самостоятельных видов. Такие системы часто трактуют, как надвиды, а входящие в них группировки — как полувиды. Примерами надвидов, состоящих из полувидов, могут служить описанная выше дифференциация у больших синиц и у черной и серой ворон. Формозов и др. (1993) рассматривают *Parus major*, включая *P. bokharensis*, которая в природе гибридизирует с *P. major major* как надвид. Как надвид *Corvus coronae* трактует уровень дифференциации серой и черной ворон Мейзе (Meise, 1975). Таксономический статус подобных систем, как правило, вызывает дискуссию. Например, Степанян (1983) рассматривал серую и черную ворон как бывший единый вид (ex-conspecies). Может быть поэтому в последние десятилетия исследователи подобных сложных случаев дифференциации видов пользуются более нейтральным термином «комплекс». Так, вышеописанные отношения диплоидных, триплоидных и тетраплоидных щиповок рассматриваются авторами этого исследования как комплекс. К. А. Савваитова (1989) на основе многолетнего изучения арктических гольцов в пределах всей палеарктики сформулировала представление о сложном *Salvelinus alpinus complex*, включающем 23 аллопатирических и симпатрических формы, находящихся на разных уровнях дивергенции (рис. 76). Исследования

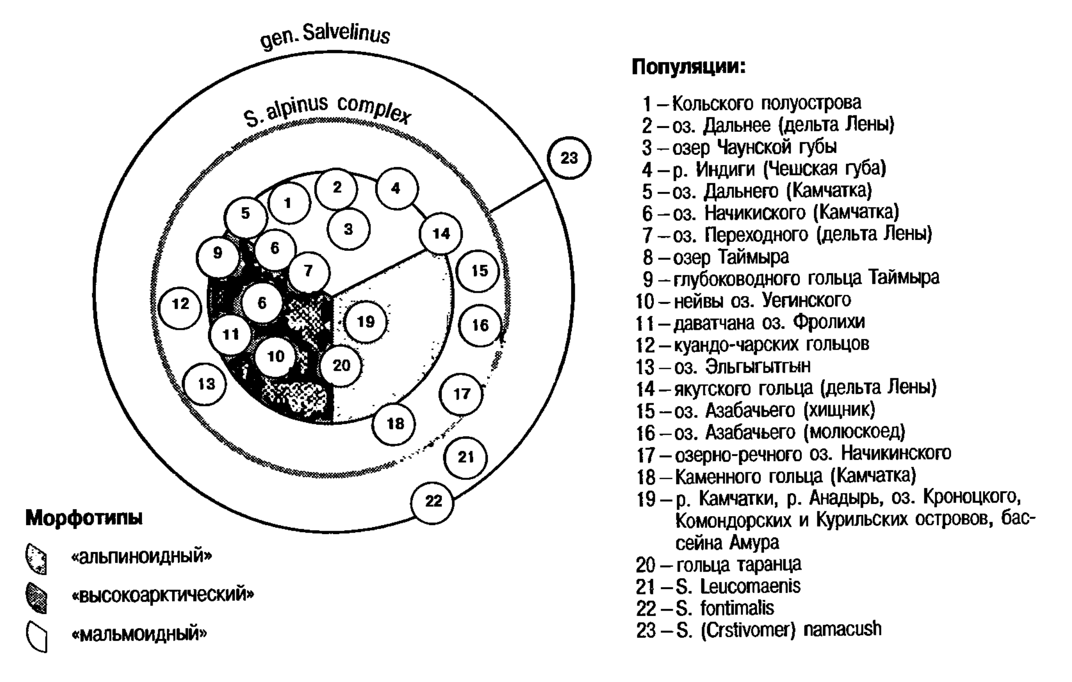



**Рис. 76.** Структура S.alpinus complex и рода Salvelinus (из Савваитовой, 1989).

этого комплекса продолжаются. За истекшие годы внесены ряд уточнений, вплоть до придания видового ранга некоторым его членам, однако суть — система форм разной степени обособленности, возникших в пределах огромного ареала на основе разных пусковых механизмов дивергенции осталась неизменной.

## 6.5. Современные концепции вида

Из вышеизложенного следует, что непрерывность эволюционного процесса вносит существенные затруднения в решение вопроса о том, что считать видом, а что таковым еще не является. Углубленное исследование видов и их групп в пределах ареалов выявляет все больше сложных для систематика случаев, требующих оценки таксономического статуса, но не укладывающихся в рамки дилеммы «вид или не вид».

В современной литературе обсуждаются и применяются в основном две концепции вида: биологическая и морфологическая (таксономическая). Обе они призваны решить один и тот же вопрос: какую систему популяций следует рассматривать в ранге самостоятельного вида и какую таковым считать еще нельзя? Другими словами, они изыскивают критерии, позволяющие отличить вид от подвида или любой другой внутривидовой категории. Систематик, вооруженный опытом работы с тем или иным таксоном и арсеналом методов, начиная с анализа внешних признаков фенотипа и кончая методами кариологии и RAPD PCR — реакцией, улавливает очень тонкие различия сравниваемых объектов. Различение общностей организмов не встречает принципиальных затруднений. Вопрос состоит в оценке статуса (ранга) наблюдаемых различий. Обе концепции пытаются решить этот вопрос, но каждая решает его по-своему.

***Биологическая концепция вида***

Биологическая концепция сформировалась в 30-х—60-х годах XX в. на базе синтетической теории эволюции и данных по структуре видов, главным образом, птиц, млекопитающих и, отчасти, насекомых. С наибольшей полнотой она разработана в книге Майра «Зоологический вид и эволюция» (1968). Прежде всего, Майр, вслед за Симпсоном, предложил различать филетическую и дивергентную формы эволюции. **Филетическая эволюция** — изменение во времени последовательно сменяющих друг друга поколений, не рассматривается в качестве процесса видообразования. Как сказано выше, согласно Майру, вид можно определить только по отношению к другому, синхронному с ним виду, подобно тому, как брата можно определить только по отношению к другому брату или сестре. Отношения вид-отец и вид-сын из рассмотрения исключаются.

Это исключение не вполне произвольно. Поскольку эволюция непрерывна, объективно провести границу, разделяющую исходный и дочерний виды принципиально невозможно. Точнее это возможно в случаях мгновенного видообразования, когда между исходным диплоидом и дочерним полиплоидом одновременно возникают и репродуктивная изоляция и дискретные фенотипические различия по числу хромосом. При постепенном видообразовании граница всегда произвольна. Ее можно было бы провести более или менее объективно, если бы видообразование всегда было сальтационным. Скачок, даже в случае прерывистого равновесия, маркировал бы границы видов во времени. Однако, как показано выше, темпы видообразования варьируют в очень широких пределах, а при любых темпах постепенного видообразования дискретно разграничить виды во времени невозможно. При сопоставлении синхронных систем популяций, дивергирующих друг от друга, это сделать легче.

Майр (1968, с. 32) сформулировал биологическую концепцию в виде трех пунктов:

«1) виды определяются не различиями, а обособленностью;

2) виды состоят не из независимых особей, а из популяций;

3) виды можно определить более адекватно, исходя из их отношения к популяциям других видов („изоляция“), чем на основании взаимоотношения между особями в пределах одного вида. Решающим критерием является не плодовитость при скрещивании, а репродуктивная изоляция».

Из этой цитаты следует, что в биологической концепции вид рассматривается как генетически закрытое репродуктивное сообщество в норме, в природе, не обменивающееся генами с другими видами. В отличие от вида, популяция является генетически открытым сообществом, хотя бы потенциально обменивающимися генами с другими популяциями того же вида.

Положительной стороной биологической концепции явилась ясная теоретическая база, хорошо разработанная в трудах Майра и других сторонников этой концепции. Установление наличия репродуктивной изоляции в природе означает самостоятельность вида. Выяснение видового статуса в сложных случаях переносится из музеев в природу, а так как механизмы изоляции многообразны и различны в разных таксонах, биологическая концепция одновременно явилась и обширной программой этологических, экологических и генетических исследований.

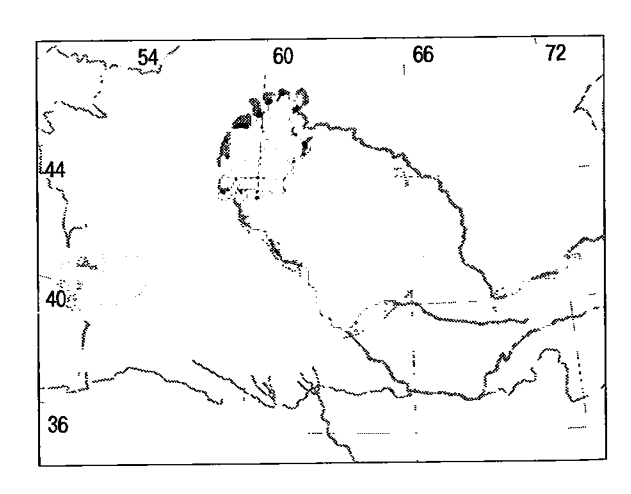
Вместе с тем, эта концепция, разработанная, главным образом, на высших позвоночных, насекомых и перекрестно опыляющихся растениях, оказалась «по определению» не применимой ко всем случаям не бипарентального размножения живых организмов. При бесполом размножении, самоопылении, партеногенезе, потомство одной особи в каждом поколении репродуктивно изолировано от потомства любой другой особи. Логически это приводит к утверждению, высказанному многими сторонниками био-

логической концепции, о том, что у таких организмов видов нет, или они номинальны, то есть могут выделяться в целях практической систематики. Другое важное ограничение биологической концепции указано выше. Виды, последовательно сменяющие друг друга во времени, видами не считаются. Поэтому биологическая концепция почти не применима в палеонтологии. Ее можно применять только по аналогии, предполагая, что те или иные ископаемые животные или растения размножались бипарентально, как это делают их современные потомки. Однако, и в этом случае должны сравниваться результаты дивергенции, то есть синхронные палеонтологические остатки. Неприменимость биологической концепции в палеонтологии можно аргументировать еще более категорично. Дивергентную эволюцию можно представить как две (или более) филетические эволюции, каждая из которых приводит к обособлению «вида-брата». Следовательно, биологическая концепция позволяет отличить вид, как генетически замкнутую систему, от генетически открытых внутривидовых группировок, только у рецентных (ныне существующих) форм жизни.

Наиболее наглядна ограниченность применимости биологической концепции в случаях разорванных (дизъюнктных) ареалов современных видов, и в случаях их вторичной гибридизации в процессе расселения. Разорванный, разделенный на две (или более) частей ареал означает невозможность проверки наличия или отсутствия репродуктивной изоляции. Проверку искусственными скрещиваниями биологическая концепция запрещает. Примером подобной ситуации может служить ареал сетчатой круглоголовки *Phrynocephalus reticulates* (рис. 77). Этот вид ящериц из семейства агамовых обитает на северо-западе Туркмении, в Узбекистане, между Аму-Дарьей и Сыр-Дарьей и в Ферганской долине. Считается, что каждую территорию населяет отдельный подвид. Относительно подвида,

**Рис. 77.** Ареалы сетчатой круглоголовки Rhrynocephalus reticulatus в Средней Азии (Банников и др.,1977)

сетчатая круглоголовка



обитающего в Ферганской долине, высказано предположение о его видовом статусе. Круглоголовки бипарентальны, но установить статус систем их популяций, обитающих в разных частях ареала, при помощи биологической концепции невозможно.

Примеры вторичной гибридизации больших синиц и сорокопутов приведены выше. Среди птиц, которые в этом отношении изучены лучше других таксонов, вторичная гибридизация встречается довольно часто. Известна она и у млекопитающих. В этих ситуациях сторонники биологической концепции вида вынуждены отступать от своих принципов. Они предлагают считать самостоятельными видами формы, гибридизация между которыми не превышает 10%, формы, гибридизация которых лежит в пределах 11—95% концентрации гибридов, предлагается считать полувидами (Amadon, Short, 1976). С этих позиций черная и серая вороны в зоне гибридизации — полувиды, а вне этой зоны — виды — нонсенс.

Изложенное не означает неприменимости биологической концепции для различения видов от внутривидовых категорий. Относительно рецентных бипарентальных видов со сплошным ареалом она вполне применима. Однако, за пределами адекватности этой концепции приходится пользоваться старой морфологической (таксономической) концеппией, которую Майр (1968) критиковал за то, что ее сторонники оперируют не понятием обособленности, а степенью различий между сравнительными совокупностями.

При первоописании видов, при работе с музейными коллекциями, часто не располагающими сериями, достаточными для статистической обработки, при невозможности изучить изоляцию, систематик действительно оперирует степенью различий. Однако, он пользуется не морфологической, а практической типологической концепцией вида (см. выше). Придание или не придание видового статуса тому или иному объекту определяется экспертной оценкой. Специалист по данному таксону на основе своего опыта решает достаточен ли уровень наблюдаемых различий, чтобы предполагать обособленность (наличие хиатуса) и на этой основе возвести объект в ранг вида. Примером может служить интерпретация систем популяций сетчатой круглоголовки. Каждый следующий исследователь того же таксона проверяет выводы своих предшественников и производит очередную ревизию изучаемой им систематической группы.

### *Морфологическая концепция вида*

Морфологическая концепция вида действительно сформировалась на базе типологической, точнее, на базе многомерного политипического вида. Однако, она представляет собой значительный шаг вперед, по сравнению с этими концепциями.

Морфологическая концепция, как и практическая типологическая, основана на представлении о дискретности видов. Видовой ранг придается

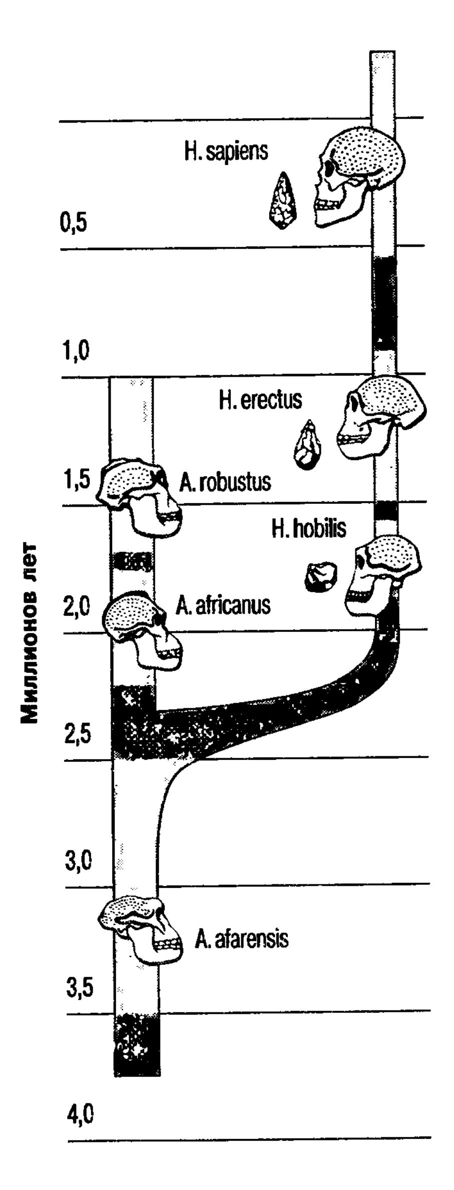



**Рис. 78.** Родословное древо африканских гоминид (из Джохансона, Иди, 1984)

системам популяций, отделенных хиатусом от других сходных систем популяций — других видов. Возможность сравнивать только рецентные синхронно существующие виды сближает морфологическую концепцию с биологической. Вопрос о виде в палеонтологии остается нерешенным. На практике палеонтологи часто принимают за границы видов в филетической эволюции перерывы в палеонтологической летописи (рис. 78).

Поскольку репродуктивная изоляция между видами означает дискретность их генофондов, а дискретность генофондов служит причиной фенотипической дискретности, можно сказать, что морфологическая и биологическая концепции различаются только аспектами рассмотрения дискретности. Однако, подход с точки зрения фенотипа позволяет не ограничиваться изучением изоляции, и, тем самым, избежать ограничений, свойственных биологической концепции. Например, видоспецифичность агамных форм, поддерживаемая отбором в рамках их экологической специфики, случаи разорванных ареалов и случаи вторичной гибридизации, неразрешимые для биологической концепции, для морфологической не представляют затруднения. Если признаки особей в таких системах меняются плавно, изученные особи принадлежат к одному виду, если выявляется хиатус, то возникает представление об их принадлежности к разным видам. Это представление обычно нуждается в проверке и обосновании.

Важнейшее требование морфологической концепции состоит в адекватном выборе признаков, по которым устанавливается дискретность или не дискретность сравниваемых совокупностей. Наличие

или отсутствие хиатуса должно выявляться по полигенным признакам. Дело в том, что существует четыре типа дискретных различий, свойственных внутривидовой изменчивости и потому непригодных для различения видов. Каждый из этих типов дискретности может служить источником ошибок.

1. Половой диморфизм — широко распространенное явление. Не зная о его существовании можно отнести к разным видам самца и самку одного вида. Например, Линней описал как разные виды селезня и утку кряквы *Anas platyrhinos*.

2. Дискретные различия стадий онтогенеза, особенно у неотеничных форм, обладающих личиночным размножением. Мексиканская амбистома и ее неотеническая личинка — аксолотль были описаны как разные виды *Ambystoma mexicanum* и *Syredon pisciformis*.

3. Дискретные модификации: весенняя, более светлая модификация бабочки *Vanessa levana-prorsa*, вылупляющаяся из зимовавшей куколки (levana) и более яркая модификация (prorsa), выводящаяся летом из куколок, метаморфизировавших при более высокой температуре, были описаны как разные виды.

4. Дискретные морфы сбалансированного генетического полиморфизма. Две морфы жуков-слоников (Curculionidae) *Chlorophanus viridis* — зеленая морфа и *Ch. graminicola* — серая морфа, как видно из приведенных названий, были описаны как виды. Затем выяснилось, что обе морфы существуют в единой популяции, свободно скрещиваются, а их окраска расщепляется в потомстве как моногенный признак.

Таким образом, только полигенные, количественные признаки могут служить для надежного обоснования межвидовых хиатусов. Однако, у близких видов многие подобные признаки демонстрируют либо непрерывную, либо трансгрессивную изменчивость, которую трудно отличить от непрерывной. В результате, возникает необходимость перебора разных признаков для поверки предположения о дискретности сравниваемых систем популяций. Реакцией на это затруднение стали поиски признаков, которые демонстрируют дискретность лучше, чем полигенные признаки фенотипа. За последние 30—40 лет в практику таксономии вошли: кариологический анализ, иммунологический анализ, изучение полиморфизма белков, RAPD-PCR реакция и ряд менее известных методов. Во многих случаях применение этих методов позволило различить близкие виды, которые при изучении традиционных для данного таксона признаков представлялись одним видом. Такие виды получили название видов-двойников. Обычно, после того, как их научились различать, при дальнейшем изучении выявляются и морфофизиологическое и экологическое своеобразие этих видов.

Однако, универсальный критерий вида до сих пор не найден и едва ли когда-нибудь будет найден. Дивергенция происходит по тем признакам,

которые обеспечивают адаптацию каждой из дивергирующих форм к условиям их существования. Эти признаки всегда специфичны и не могут быть выделены a priori. Поскольку морфологическая концепция не запрещает изучения любых признаков, в том числе и изоляции, она более универсальна и биологична, чем биологическая. Эта концепция применяется и при полевых исследованиях и при работе с музейными коллекциями большинством биологов, имеющих дело с систематикой. Именно поэтому М. В. Мина (1986) предложил для нее название «таксономическая концепция» — название более точное, но малоупотребительное.

Слабость морфологической концепции состоит в не разработанности ее теоретических основ. Хиатус возникает и увеличивается по мере дивергенции. По мере дивергенции постепенно меняется и генетическое и морфогенетическое определение дефинитивного состояния признаков фенотипа. Что ограничивает эту постепенность — неизвестно. Объяснение дискретности видов межвидовой конкуренцией недостаточно. Аналогичный процесс — межгрупповая (межпопуляционная) конкуренция действует и внутри вида, но не приводит к дискретности. Объяснение отсутствия дискретности внутри вида выравнивающим генофонды популяций потоком генов тоже недостаточно. У агамных видов потока генов нет, а внутривидовая изменчивость по полигенным признакам непрерывна. Можно предполагать, что пределы непрерывной изменчивости обуславливают два фактора: невозможность дальнейшей эволюции из-за ограничения внутренних ресурсов организмов — принцип trade of, для эволюции — принцип Холдэна-Семевского, и контрбаланс векторов отбора. Однако, по отношению к дискретности видов этот вопрос не изучен.

Таким образом, в современной теории вида сосуществуют две концепции: биологическая, имеющая ограниченное применение, но ясную теоретическую базу, и морфологическая (таксономическая), гораздо более универсальная, но не имеющая разработанного теоретического обоснования. В случаях первоописаний и (или) неразработанности систематики таксона, исследователи вынуждены пользоваться практической типологической концепцией.

Раздел III

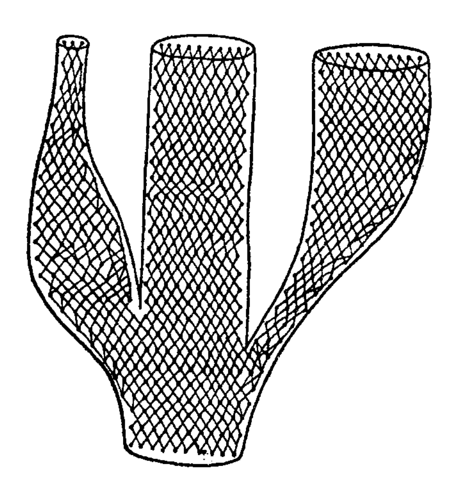
# МАКРОЭВОЛЮЦИЯ

Глава 7

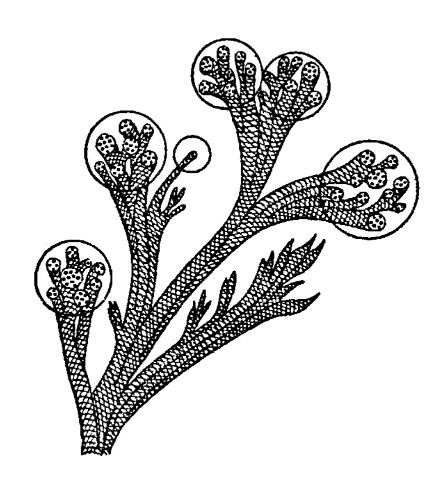
## МАКРОЭВОЛЮЦИЯ И МИКРОЭВОЛЮЦИЯ

### 7.1. Эволюция популяций и эволюция организмов

Эволюционирующую популяцию и внутривидовую дифференциацию популяций можно представить как трехмерную решетку, в которой каждая стенка ячейки — онтогенез особи, прошедшей естественный отбор, а узелок — скрещивание таких особей; сечение решетки — численность популяции в данный момент времени, а ветвление — дивергенция популяций (рис. 79). Эта модель, предложенная Шмальгаузеном (1969), наглядно демонстрирует процесс исторических преобразований организации в результате движущего отбора и, одновременно, процесс перехода от микроэволюции — эволюции популяций, оканчивающейся возникновением нового вида, к макроэволюции — эволюции надвидовых таксонов. Если бы популяции не менялись под действием факторов эволюции: генетической изменчивости, борьбы за существование, естественного отбора и изоляции, не могли бы формироваться группы близких видов — роды, группы близких родов — семейства, группы близких семейств — отряды и т. д. Другими словами: микроэволюция — причина макроэволюции. Термином макроэволюция обозначают эволюцию надвидовых таксонов. Однако, сказанное не означает, что закономерности макроэволюции сводятся к закономерностям микроэволюции. Другим источником своеобразия закономерностей макроэволюции является изменение масштаба времени, в котором рассматривается эволюционный процесс. Возникновение нового вида может происходить со скоро-



Дивергенция трех популяций, левая из которых вымирает, а правая – учеличивает численность



Родство шести современных и нескольких вымерших видов

**Рис. 79.** Сетчатое родство особей в популяциях. Каждая особь имеет двух родителей и оставляет не менее двух потомков. Узелки – скрещивания; линии, их соединяющие – онтогенезы прошедших отбор особей (Шмальгаузен, 1969)

стями от десятков лет до десятков и сотен тысяч лет. Формирование крупных надвидовых таксонов и их эволюция измеряется миллионами, десятками миллионов и сотнями миллионов лет. Изменение масштаба времени выдвигает на первый план аспекты эволюции не наблюдаемые при микроэволюционных исследованиях. Например, преобразования организации (или, наоборот, их отсутствие) в связи с глобальными изменениями климата или/и дрейфом литосферных плит, параллелизмы и конвергенции в эволюции подчас достаточно таксономически далеких систематических групп и т. д.

Третьей причиной своеобразия закономерностей макроэволюции и не сводимости их к закономерностям микроэволюции является метод изучения эволюции надвидовых таксонов. В принципе, если бы палеонтологическая летопись была достаточно полной, то по ископаемым остаткам можно было бы проследить и видообразование и эволюцию надвидовых таксонов. Однако, палеонтологическая летопись принципиально не полна и никогда не будет достаточно полной в силу ряда причин. Во-первых, большинство погибших организмов разрушаются в деструктивных трофических цепях биогеоценозов. Для того, чтобы трупы или какие-то части организмов захоранивались и сохранялись, необходимо либо их быстрое закрытие осадочными породами: песком, илом и т. п., либо чтобы их остатки не «представляли интереса» для деструкторов — трупоядных животных, грибов и бактерий. Поэтому скелеты, раковины и панцири сохраняются лучше, и о кембрийской скелетной фауне известно много больше, чем о вендской бесскелетной. В-третьих, палеонтологи просто технически не могут

перекопать и просеять все осадочные отложения литосферы. По перечисленным причинам эволюцию надвидовых таксонов приходится реконструировать на основе очень неполных данных, сопоставляя палеонтологический материал с современным. В основе методологии такой реконструкции лежат филогенетические исследования.

Э. Геккель, современник и один из крупнейших последователей Ч. Дарвина, ввел два обозначения процессов развития организмов: онтогенез — индивидуальное развитие и филогенез — историческое развитие. Шмальгаузен (1969) определил филогенез как «исторический ряд онтогенезов». В принципе, пользуясь моделью сетчатого родства особей в популяции, можно, продвигаясь по ячейкам решетки от более позднего временного среза к более раннему, вниз вдоль оси ординат, проследить формирование любого признака более поздней организации особей популяции вплоть до возникновения индивидуальной изменчивости, послужившей основой для формирования этого признака. Дальнейшее зависит от интервала времени между верхним и нижним срезами времени и признаков, выбранных для прослеживания их исторических изменений. Например, если проследить формирование копыта лошади из пятипалой конечности Palaeotherium можно выяснить как возник отряд непарнокопытных, или, точнее, семейство лошадей. Если проследить становление позвоночника, можно выяснить происхождение позвоночных и т. п. Таким образом, об эволюции надвидовых таксонов приходится судить по филогенетическому развитию признаков этих таксонов.

Однако, экстраполяция данных по отдельным признакам на эволюцию всей организации особей, обладавших этими признаками, и далее, на организацию всех особей, составляющих и составлявших данный таксон, чревата ошибками. Эти ошибки возникают, главным образом, по трем причинам: особь (организм) — это тоже процесс — процесс онтогенеза, который тоже эволюционирует. Во-первых, время возникновения, продолжительность существования и выраженность признака у взрослых особей данного филогенетического ряда в цепочке онтогенезов, связанных соотношением предок — потомок, может меняться по ходу филогенеза (см. гл. 8). Во-вторых, темпы эволюции подсистем организма даже сопоставимых стадий онтогенеза, например, взрослых организмов, различны. Данные по эволюции цветка, положенные Линнеем в основу систематики покрытосеменных растений, отнюдь не всегда совпадают с данными по эволюции их корневой системы. В-третьих, сходные структуры достаточно часто формируются независимо у разных таксонов. Возникают параллелизмы и конвергенции (см. гл. 11). В результате организмы разных таксонов могут оказаться ошибочно сведенными в один таксон. Все это затрудняет реконструкцию филогенеза и, тем самым, изучение макроэволюции, а закономерности макроэволюции — это результат обобщения существующих знаний об эволюции конкретных надвидовых таксонов.

Биология, со времен Ч. Дарвина и Э. Геккеля, и даже до них, в доэволюционный период своего развития, накапливает методические приемы и методологические обобщения, позволяющие обойти вышеизложенные препятствия в изучении макроэволюции и повысить точность и надежность филогенетических реконструкций. Для того, чтобы обосновать теоретические обобщения в области макроэволюции необходимо, хотя бы кратко остановиться на методологии реконструкции филогенеза. Из краткого обзора соотношения микроэволюции и макроэволюции следует, что теория макроэволюции включает два аспекта: закономерности эволюции организмов в череде поколений и закономерности эволюции надвидовых таксонов.

## 7.2. Методы реконструкции филогенеза

Как уже сказано, палеонтологическая летопись очень не полна. Известно всего несколько случаев, когда озерные и лагунные отложения настолько насыщены раковинами отмерших in situ моллюсков, что по ним удается проследить динамику последовательных преобразований популяции, населявшей этот бассейн на уровне микроэволюции, то есть изменения организации через изменения изменчивости этой организации. Материал по зубам и обломкам костей мелких млекопитающих неогена часто дает возможность реконструировать отношения вымерших и современных видов и даже подвидов. Однако, подобные исследования можно считать большой удачей. Число видов, известных палеонтологам составляет примерно 3 % от биоразнообразия, существовавшего в течение эволюции биосферы. Кроме того, каждую новую палеонтологическую находку надо сопоставить с современными формами жизни, прежде чем её можно будет использовать в филогенетических реконструкциях. Например, вендская фауна (620—600 млн лет назад) не сопоставима ни с рецентными организмами, ни с кембрийскими (540—495 млн лет) ископаемыми, которых уже можно сопоставить с более поздними фаунами и даже с рядом современных животных. Поэтому, несмотря на то, что докембрий уже давно нельзя назвать азоем, корни филогенеза современных типов животных остаются неизвестными.

В основе любого сравнения строения организмов на любом уровне от молекулярного до этологического лежит принцип гомологии. Гомологичными называются органы или любые другие структуры (вплоть до звуковых сигналов или ритуальных поз — элементов поведенческих взаимодействий), имеющие общее происхождение. Например, собаки или кошки чешут задней ногой шею или за ухом. Точно так же чешут шею многие ящерицы. Это гомологичные акты врожденного поведения (безусловные рефлексы по И. П. Павлову). Если учесть, что предки Diapsida — настоящих рептилий,

к которым принадлежат и Squamata — ящерицы и змеи и предки Terapsida дивергировали в палеозое, эта гомология может служить прекрасным примером эффективности стабилизирующего отбора.

Однако, поскольку эволюция дивергентна в разных таксонах, гомологичные структуры меняются по-разному. В результате возникают, например, такие справедливые вопросы: гомологичны ли более легкие и менее сложные рибосомы прокариот и более крупные и сложные рибосомы эукариот? Или можно ли считать гомологичными многолучевые плавники кистеперых рыб и пятипалые конечности наземных позвоночных? Вопросы такого типа являются следствием все той же неполноты палеонтологической летописи. Возникает логический порочный круг: гомологичные структуры — наследство от общих предков, по которым устанавливается само наличие этих общих предков. Сходство строения обманчиво. Обтекаемая торпедообразная форма тела акул и дельфинов отнюдь не наследство от общих предков. Поразительное сходство строения глаз головоногих моллюсков и позвоночных животных возникло независимо, и не имеет общего происхождения. Два последних примера иллюстрируют существование не гомологичных, а аналогичных подсистем организма. Их сходство обусловлено не общим происхождением, а адаптацией к выполнению одинаковых функций.

Порочный круг рассуждений о гомологии можно разорвать благодаря тому, что подсистемы организма эволюционируют с разными скоростями. Например, у наземных позвоночных — тетрапод дистальные, более удаленные от поясов отделы конечностей меняются в ходе филогенеза обычно быстрее, чем проксимальные. Число пальцев может меняться от 5 до 1. Локтевая и лучевая, большая и малая берцовые кости могут срастаться в единую кость, но это происходит реже, чем редукция или изменение расположения пальцев. Плечевая и бедренная кости перестраиваются еще слабее: меняется форма суставов, расположение костей относительно сагиттальной плоскости (плоскости билатеральной симметрии). Изменение расположения и форма мышц часто очень затрудняет их гомологизацию, однако, при подобных изменениях обычно остаются теми же самыми нервы и кровеносные сосуды, свойственные этим мышцам. Число подобных примеров, обусловленных гетеробатмией (см. гл. 10, 11) бесконечно.

Для облегчения гомологизации и формализации этой важнейшей процедуры Р. Ремане в 1956 г. предложил три критерия гомологии:

1. **Критерий положения** — две сравниваемые структуры гомологичны, если они занимают одинаковое положение в сопоставляемых системах. Например, у позвоночных спинной мозг лежит дорсальнее пищеварительного тракта, следовательно этот орган у всех представителей подтипа гомологичен. На этом же принципе основаны работы по гибридизации ДНК, устанавливающие совпадение последовательностей нуклеотидов. В тоже время

критерий положения нельзя считать универсальным. Так глаза и у насекомых, и у позвоночных находятся на голове, хотя это отнюдь не гомологичные органы.

Вообще критерий положения — это не что иное, как выведенный еще Э. Ж. Сент-Илером «закон взаимосвязей», сформулированный им для обоснования единства плана строения организмов. Этот критерий основан на стабильности пространственных отношений органов, которая, в свою очередь, обеспечивается выработанными стабилизирующим отбором постоянством и устойчивостью процессов онтогенеза морфологических признаков (хордомезодерма индуцирует развитие нервной трубки) и обусловленной той же формой отбора неизменностью признаков, сохраняющих свое адаптивное значение (последовательность нуклеотидов ДНК).

2. **Критерий специальных качеств** — сходные структуры гомологичны, если они совпадают по многим свойствам. Так, гомологичные органы — плакоидная чешуя акуловых рыб и зубы млекопитающих — одинаково построены: они имеют эмалевую поверхность, дентиновое тело и пульпарный канал с сосудами и нервами.

Этим критерием широко пользуются физиологи, экстраполирующие данные, например, по механизмам передачи возбуждения в синапсах или по механизмам нейронной регуляции зрения, полученные на одном объекте (одном виде), на целый класс или даже тип. Применяется критерий специальных качеств и в биохимии: цикл Кребса, механизмы гликолиза, фотосинтеза и т. п. едины у всех организмов и поэтому рассматриваются как гомологичные. Гомологичными считаются содержащие ДНК клеточные ядра всех эукариот.

3. **Критерий непрерывности систем** — даже несходные и различно расположенные структуры гомологичны, если между ними прослеживается ряд переходов. Это может быть сравнительный ряд структур взрослых организмов или ряд последовательных стадий онтогенеза. Так, чешуи костистых и акуловых рыб гомологичны, поскольку связаны рядом промежуточных состояний, встречающиеся у разных групп современных рыб.

Эти критерии, разработанные морфологией, осознанно или бессознательно применяются во всех отраслях биологии. Они позволяют практически устанавливать происхождение и родство изучаемых форм, обобщать накопленный материал. Однако они не объясняют, почему при отсутствии известных общих предков на основании гомологии мы можем утверждать, что эти предки существовали.

В последние десятилетия в филогенетических исследованиях широкое применение получили методы молекулярной биологии, особенно ряд модификаций PCR реакций. Сравнение нуклеотидных последовательностей ядерной или митохондриальной ДНК позволяет оценить дивергенции исследованных последовательностей, и на этом основании построить дендро-

граммы с указанием таксономических дистанций между сравниваемыми организмами. Нетрудно заметить, что этот метод основан на сочетании первого и второго критериев гомологии. Для прокариот — это почти единственный способ выяснения филогенетических связей. Для эукариот результаты подобных исследований часто существенно отличаются от результатов, полученных традиционными методами (см. ниже). Это не удивительно. Гетеробатмия свойственна всем уровням организации, а выбор для анализа 18S , 23S или какой-либо другой части генома диктуется в значительной мере методическими соображениями. Удивительно, что в ряде случаев, результаты реконструкций филогенеза по данным макроморфологии и молекулярной биологии совпадают. Так, в 1980 г. Ивахненко показал на основе детального анализа палеонтологического материала, что черепахи и ряд вымерших групп рептилий возникли от амфибий независимо от других рептилий. В результате Anapsida пришлось выделить из класса Reptilia в класс Parareptilia. Изучение нуклеотидной последовательности гена (цитохрома С) также привело к выводу об отдаленности родства черепах и современных Squamata — ящериц и змей.

Для того, чтобы уменьшить трудности реконструкции филогенеза, обусловленные недостатком палеонтологических данных, Геккель еще в 1866 г. сформулировал «метод тройного параллелизма», не утративший своего значения до настоящего времени, а напротив, обогатившийся целым рядом дополнительных «параллелей» и методических приемов.

Наиболее доступны данные сравнительной морфологии современных форм жизни. Сопоставляя строение сердца у рыб, амфибий, рептилий и млекопитающих, или строение генеративных органов у магнолиевых, лютиковых и розоцветных можно построить ряд, отражающий усложнение этих (или любых других) систем в ходе филогенеза. Поскольку этот сравнительно-анатомический ряд, или ряд, построенный на основе сопоставления последовательностей нуклеоидов, основан на данных по ныне живущим, рецентным видам, он отражает не более, чем возможное направление эволюции изучаемой системы. Сопоставление нескольких таких рядов по разным морфофункциональным системам позволяет повысить достоверность филогенетической интерпретации этого сравнительного ряда. Этот ряд в силу дивергентности эволюции останется неполным. Вторая параллель — данные сравнительной эмбриологии (биологии развития) дополняют этот ряд. Стадии онтогенеза повторяют (рекапитулируют) этапы филогенетического развития (см. 8.1). Благодаря этому ряд становится более подробным и более надежным. Третья параллель — данные палеонтологиии дают вектор времени и еще раз уточняют и проверяют ряд.

Однако, сопоставление трех предложенных Геккелем источников данных не избавляет исследователя от возможных ошибок и не превращает филогенетическую реконструкцию в истинный филогенетический ряд.

Ошибки часто обусловлены широким распространением параллелизмов в эволюции более или менее родственных таксонов. При построении ряда, в него могут попасть признаки, параллельно возникшие в другом филогенезе, у другого таксона. Кроме того данные сравнительной морфологиии и биологии развитя современных форм так же не полны, как и данные палеонтологии. Ведь современные надвидовые таксоны возникли в ходе дивергентной эволюции и разделены хиатусами, а онтогенез современных форм подвергался вторичному упрощению (см. гл. 8). Поэтому в филогенетических реконструкциях всегда используют любые сведения, позволяющие уточнить филогенетические реконструкции: от PCR до биогеографии и паразитологии.

Истинный филогенетический ряд — исторический ряд онтогенезов, связанных соотношением предок-потомок, построить, по-видимому, принципиально невозможно. Рассматривая модель сетчатого родства (рис. 79) можно увидеть, что такой ряд будет соответствовать любой произвольно выбранной траектории от более позднего временного среза к более раннему. Это не означает, что филогенетические реконструкции не верны. Они не точны на популяционном уровне. На более высоких таксономических уровнях они часто не полны и содержат ошибки, обусловленные недостатком данных или неверными интерпретациями. Однако, реконструкцией филогенеза биологи занимаются без малого 150 лет, постепенно уточняя и исправляя результаты аналогичных работ своих предшественников. В результате, в общих чертах филогения многоклеточных реконструирована. Для многих таксонов животных и высших растений реконструкции на уровне семейств, отрядов и классов вполне надежны. Трудности возникают при реконструкции происхождения таксонов высокого ранга. Они обусловлены отсутствием палеонтологических данных и сложностью интерпретации данных эмбриологии. Эта сложность обусловлена вторичной эволюционной перестройкой рекапитуляций (см. гл. 8). Часто возникают сложности и при реконструкции филогенеза таксонов ранга родов — семейств, обусловленные трудностью выбора наиболее информативных признаков среди массы частных сходств и различий недавно дивергированных форм. Тем не менее исследования продолжаются, и твердо установленные факты служат основой для развития теории макроэволюции.

Глава 8

# ЭВОЛЮЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА

## 8.1. Биогенетический закон

Вопрос об эволюции онтогенеза берет свое начало от эмбриологических исследований еще доэволюционного периода развития биологии. В 1821 г. И. Меккель сформулировал закон параллелизма, согласно которому онтогенез высших животных проходит ряд стадий, соответствующих состояниям взрослых организмов, расположенных в порядке усложнения их организации. Например, зигота похожа на клетку одноклеточных, гаструла напоминает строение кишечнополостных, у рептилий закладываются жаберные щели, свойственные взрослым рыбам и т. п. В 1828 г. академик Карл фон Бэр сформулировал два закона онтогенеза, на первый взгляд противоречившие закону параллелизма. Согласно первому закону Бэра, закону зародышевого сходства, ранние стадии развития организмов, принадлежащих к разным классам, более сходны между собой, чем более поздние стадии. Согласно второму — закону специализации развития — по мере онтогенеза у каждого организма формируются все более частные признаки, например, сначала признаки хордового животного, затем позвоночного, затем признаки класса, отряда, семейства, и так вплоть до видовых.

Ч. Дарвин в «Происхождении видов...» вынужден был дать эволюционную интерпретацию и закону параллелизма и закону зародышевого сходства. Закон параллелизма в эволюционной интерпретации отражал этапы эволюции, а зародышевое сходство — общность происхождения. Сам Дарвин ввел принцип наследования в соответствующем возрасте. Он показал, что изменение развития, возникшее у предков в определенном возрасте, имеет тенденцию проявляться у потомков в том же возрасте. На этом основании Дарвин предположил, что изменения более поздних стадий онтогенеза происходят чаще, чем ранних стадий. Благодаря этому и сохраняется сходство ранних стадий, то есть соблюдаются законы Бэра.

Очень обобщенные представления Дарвина об эволюции онтогенеза требовали дальнейшей разработки. В 1865 г. Ф. Мюллер опубликовал статью с многозначительным заголовком «За Дарвина», в которой на основании изучения онтогенеза высших ракообразных показал, что эволюционные изменения строения взрослых животных происходят благодаря изменениям хода онтогенеза потомков, по сравнению с таковыми предков.

Совершенно иначе подошел к разработке той же проблемы другой знаменитый немецкий зоолог-эволюционист Э. Геккель (1866). Создавая метод

тройного параллелизма (см. 7.2), он использовал данные эмбриологии, как одну из трех параллелей, уточняющих и дополняющих реконструкции филогенетических рядов. Геккель считал, что эволюируют взрослые организмы, и их эволюция на основе наследования благоприобретенных свойств, в которое тогда верили все биологи, «записывается» в процессах онтогенеза. Этот подход, диаметрально противоположный подходу Мюллера, был сформулирован Геккелем в форме «основного биогенетического закона», согласно которому «онтогенез есть быстрое и краткое повторение филогенеза».

Повторение в онтогенезе потомков этапов эволюции их взрослых предков Геккель назвал рекапитуляцией (повторением глав), а тип онтогенеза, при котором происходят рекапитуляции — палингенезом. Примером рекапитуляции может служить развитие скелета голени у бесхвостых амфибий. У стегоцефалов большая и малая берцовая кости были самостоятельны. У современных бесхвостых амфибий сначала возникают отдельные закладки этих костей, но затем они сливаются в единую кость (рис. 80). Палингенетическое развитие нарушается ценогенезами — вторичными изменениями, искажающими и уничтожающими рекапитуляции. В качестве таких нарушений он рассматривал гетерохронии — изменения времени закладки и темпов развития органов потомков, гетеротопии — изменения места закладки органов, и собственно ценогенезы — вторичные изменения онтогенеза, обычно связанные с формированием адаптивных признаков промежуточных стадий.

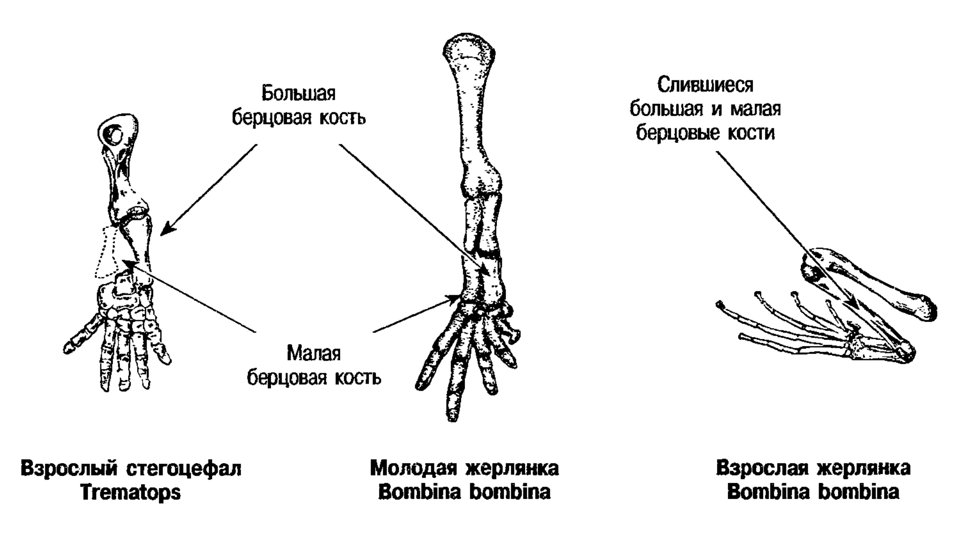



**Рис. 80.** Рекапитуляция строения задней конечности стегоцефалов в онтогенезе современных амфибий (по А. Н. Северцову, 1939)

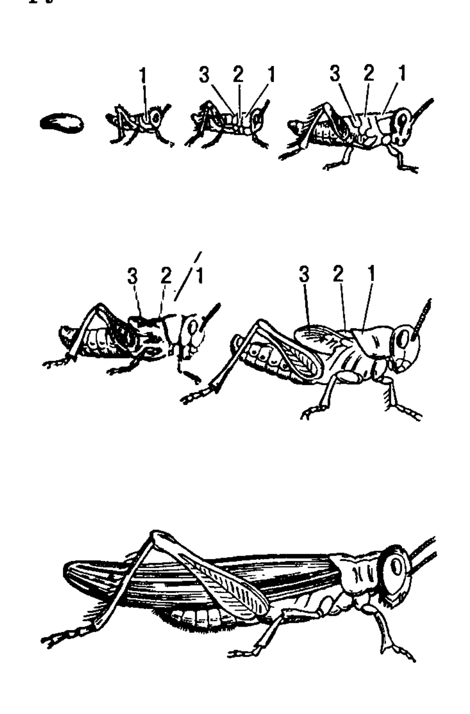
На основе биогенетического закона, точнее противопоставления филогенеза, как эволюции взрослых организмов, и онтогенеза, как записи этой эволюции, возникла проблема соотношения индивидуального и исторического развития. В этой трактовке эволюция онтогенеза иногда формулировалась почти до конца XX в. (Шмальгаузен, 1969; Gould, 1977). С позиций генетики неправильность биогенетического закона очевидна. Генетическая изменчивость может проявиться в фенотипе и стать материалом для естественного отбора только в том случае, если она изменяет процессы онтогенеза и через их изменение влияет на функциональные признаки фенотипа. Однако, эмбриологи еще в конце XIX — начале XX в., на основе изучения индивидуального развития животных (в меньшей степени растений) вернулись к мюллеровской трактовке соотношения индивидуального и исторического развития, согласно которой изменения хода онтогенеза являются причиной филогенетических изменений. В большинстве крупных работ по эволюционной эмбриологии, вплоть до 90-х годов XX в., содержалась критика биогенетического закона. В оправдание Геккеля надо сказать, что рекапитуляция — объективное явление (см. ниже).

## 8.2. Эволюция стадий онтогенеза

А. А. Захваткин (1953) приравнивал друг к другу два понятия: онтогенез и жизненный цикл организма. Во многих случаях это отождествление справедливо. Однако, существует и множество исключений. Например, у гидроидов, мохообразных, папоротников и ряда других таксонов есть правильное чередование полового и бесполого размножения. Как в данном случае соотносятся жизненный цикл и онтогенез — не ясно. Можно считать, что в полном жизненном цикле есть два онтогенеза, а можно считать, что в полном онтогенезе есть два жизненных цикла. У многих простейших половое размножение наступает при ухудшении условий среды. Перекомбинация генов создает материал для отбора на адаптацию к изменившимся условиям. В стабильной среде простейшие могут неопределенно долго размножаться бесполым делением — цитотомией. Это позволяет поддерживать или увеличивать численность без изменения генотипов уже адаптированных к данным условиям. У инфузорий цитотомия сопровождается довольно сильными морфологическими изменениями дочерних клеток. Поэтому во многих руководствах цитотомия рассматривается как онтогенез, кроме того, клетки простейших потенциально бессмертны. Другими словами, вопрос о соотношении жизненного цикла и онтогенеза у простейших еще сложнее, чем у гидроидных кишечнополостных.

Тем не менее, для многоклеточных справедливо представление о том, что онтогенез, в отличие от эволюции — это циклический процесс. Стадия

взрослого организма — стадия размножения — это и окончание морфогенеза предыдущего витка цикла и начало следующего витка. Представление о цикличности онтогенеза позволяет не искать начало и окончание этого процесса. Его можно рассматривать как процесс, идущий между любыми двумя одноименными стадиями жизненных циклов последовательных поколений: между взрослыми родителями и взрослыми детьми, между зиготой предыдущего и зиготой следующего поколений, между гаструлами двух последовательных поколений и т. д. Например, Б. Л. Астауров (1964) рассматривал гаметогенез как процесс, относящийся к онтогенезу потомков, а не родителей. Каждая стадия онтогенеза непосредственно или опосредованно связана с внешней средой, то есть обладает не только специфической организацией, обеспечивающей переход к следующей стадии развития, но и специфической экологией. Последовательность стадий индивидуального развития представляет собой прерывистую непрерывность. Гаструла — вполне определенная стадия эмбриогенеза, хорошо отличающаяся от следующей стадии — нейрулы. Вместе с тем, гаструляция вполне плавно переходит в нейруляцию.




1–3 – сегменты груди

**Рис. 81.** Неполный метаморфоз у саранчи Locusta migratoria (из Догеля, 1981)

У примитивных животных, особенно у форм, экология последовательных стадий развития которых не сильно различается, онтогенез происходит более или менее плавно. Так у Diplopoda из яйца выходит личинка, обладающая неполным набором сегментов тела и тремя парами ног, расположенными на передних сегментах. По мере развития, от линьки к линьке, добавляются задние сегменты тела и пары ножек. Такое развитие называют анаморфозом. У тараканов, кузнечиков и ряда других групп насекомых из яйца выходит личинка, значительно более мелкая, чем имаго, с неразвитыми половыми органами, без крыльев или лишь с их зачатками, часто с меньшим числом сегментов тела. Состояние взрослого организма — имаго — такая личинка достигает через 4—5 последовательных линек (рис. 81). Аналогично происходит развитие у большинства костных рыб. Захваткин (1953) назвал такое развитие первично-личиночным. Для него характерно плавное и постепенное превращение эмбриона во взрослое животное.

Однако, развивающийся организм, с точки зрения его экологии, несет двойную нагрузку: его адаптации только формируются и он тратит энергию на рост. Морфогенез, как таковой, не требует больших энергетических затрат. Особенно уязвимы ранние стадии постэмбрионального развития. Не случайно тип смертности, характерный для устрицы, наиболее распространен в природе. В этой ситуации вырабатываются приспособления, защищающие ранние стадии развития от непосредственного воздействия внешней среды. К таким адаптациям относятся плотные оболочки яйца, которые обязательно сочетаются с увеличением количества желтка в яйцеклетке, и, затем, с развитием органов, обеспечивающих жизнь эмбриона под плотными оболочками: хориона насекомых, амниона, аллантоиса и хориона у высших позвоночных, зародышевого мешка у высших растений и других аналогичных органов. Высшими механизмами защиты онтогенеза от внешних воздействий являются живорождение и чрезвычайно разнообразные способы заботы о потомстве, свойственные очень многим животным.

**Эволюцию по пути защиты ранних стадий онтогенеза Шмальгаузен (1938) назвал эмбрионализацией, а Захваткин (1953) — эмбрионизацией.** В процессе эмбрионизации все большее число ранних стадий развития протекает под оболочками яйца или в организме матери. В результате рождается организм более сформированный, более устойчивый к внешним воздействиям. У насекомых с неполным превращением эмбрионизация столь же распространена, как и у насекомых с полным превращением (Тихомирова, 1991). Аналогично, при переходе от папоротникообразных к голосеменным и, затем, к покрытосеменным, происходит эмбрионизация ранних стадий жизненного цикла растений.

Шмальгаузен показал, что **эмбрионизация ведет к автономизации онтогенеза — обособлению его от непосредственного повреждающего или регулирующего воздействия внешней среды. Автономизация ранних стадий развития обеспечивает еще один аспект эволюции онтогенеза — его рационализацию, то есть вторичное упрощение и ускорение развития.**

Например, у рептилий гаструляция происходит в зародышевом щитке, расположенном на поверхности желтка, объем которого во много раз превосходит объем самого щитка. Тем не менее у них выделяются гензеновский узелок и центральная полоска. Передний край ямки, расположенной на гензеновском узелке, гомологичен верхней губе бластопора амфибий, а боковые края первичной полоски — боковым губам бластопора. Яйцеклетки плацентарных млекопитающих лишены желтка. Но их развитие не вернулось к процессам гаструляции, свойственным маложелтковым яйцам амфибий или ланцетника. У млекопитающих в результате дробления образуется полый пузырек — трофобласт, состоящий из одного слоя клеток. Трофобласт обеспечивает имплантацию. На его внутренней поверхности образуется плотная группа клеток — зародышевый узелок — гомолог зародышевого щитка

рептилий. Зародышевый узелок просто расслаивается на эктодерму и энтодерму, что и является гаструляцией млекопитающих. В результате рационализации млекопитающие утратили все признаки гаструляции низших позвоночных. Этот процесс у них предельно упрощен и ускорен.

Рационализация, упрощая и ускоряя онтогенез, обеспечивает возможность все более сильной его эмбрионизации. Захваткин назвал эмбрионизацию «столбовой дорогой эволюции онтогенеза».

Однако, высокая смертность ранних стадий может привести и к диаметрально противоположным результатам. При отборе на увеличение плодовитости увеличивается количество яиц, производимых самкой. Поскольку энергетические возможности любого организма не беспредельны, увеличение плодовитости влечет за собой уменьшение количества желтка в яйцеклетках и, тем самым, дезэмбрионизацию — вылупление на более ранних стадиях развития, чем это было свойственно предкам. По данным Тихомировой (1991), среди жуков дезэмбрионизация ярко выражена у семейств Buprestidae и Eucnemidae. У этих форм на ранних стадиях постнатального развития еще нет антенн, отсутствуют глазки, недоразвиты ноги, уменьшено число члеников ротовых щупиков, недоразвиты мандибулы, тело слабо склеротизировано. У более эмбрионизованных Carabiidae из яйца выходит личинка с четырехчлениковыми антеннами, сформированными глазками, мандибулами, верхней губой и губными щупиками, состоящими из 3—4 члеников, сформированным суставом между голенью и лапкой, развитой склеротизацией покровов.

Другим способом увеличить число потомков является полиэмбриония — способ размножения, при котором из одной яйцеклетки возникает несколько эмбрионов. Среди позвоночных она свойственна броненосцам. Среди насекомых широко распространена у наездников Braconidae. Известна она у многих цестод и ряда других таксонов беспозвоночных. Иванова-Казас (1977) рассматривала полиэмбрионию как особый тип бесполого размножения. Действительно, все потомки одной оплодотворенной яйцеклетки генетически идентичны. С точки зрения естественного отбора эта ситуация, по-видимому, аналогична цитотомии простейших — увеличение численности потомков в тех условиях, в которых адаптивен данный генотип.

Как уже сказано, ранние стадии постнатального развития испытывают двойную нагрузку: рост требует существенных энергетических затрат, а адаптации к существованию во внешней среде несовершенны. В результате часто возникает естественный отбор на приспособление постэмбриональных и личиночных стадий к тем условиям, в которых они обитают на данном этапе своего развития

Например, личинки амфибий живут в воде, дышат жабрами и плавают при помощи кожной плавниковой складки хвоста. Личинки хвостатых амфибий — хищники. Они ловят добычу — мелких беспозвоночных, всасывая

ее с током воды, возникающим при открывании рта и расширении жаберной области. Дышат они наружными жабрами (рис. 82). Так же питались и дышали личинки рахитомных стегоцефалов предков бесхвостых амфибий. Ротовой и жаберный отделы у них были устроены также как у личинок современных хвостатых амфибий. Головастики — личинки бесхвостых амфибий (рис. 83) — приспособились к питанию растительной пищей. В результате они стали всеядными животными. Для откусывания у них развился роговой клюв, что привело к глубокой перестройке челюстного аппарата.

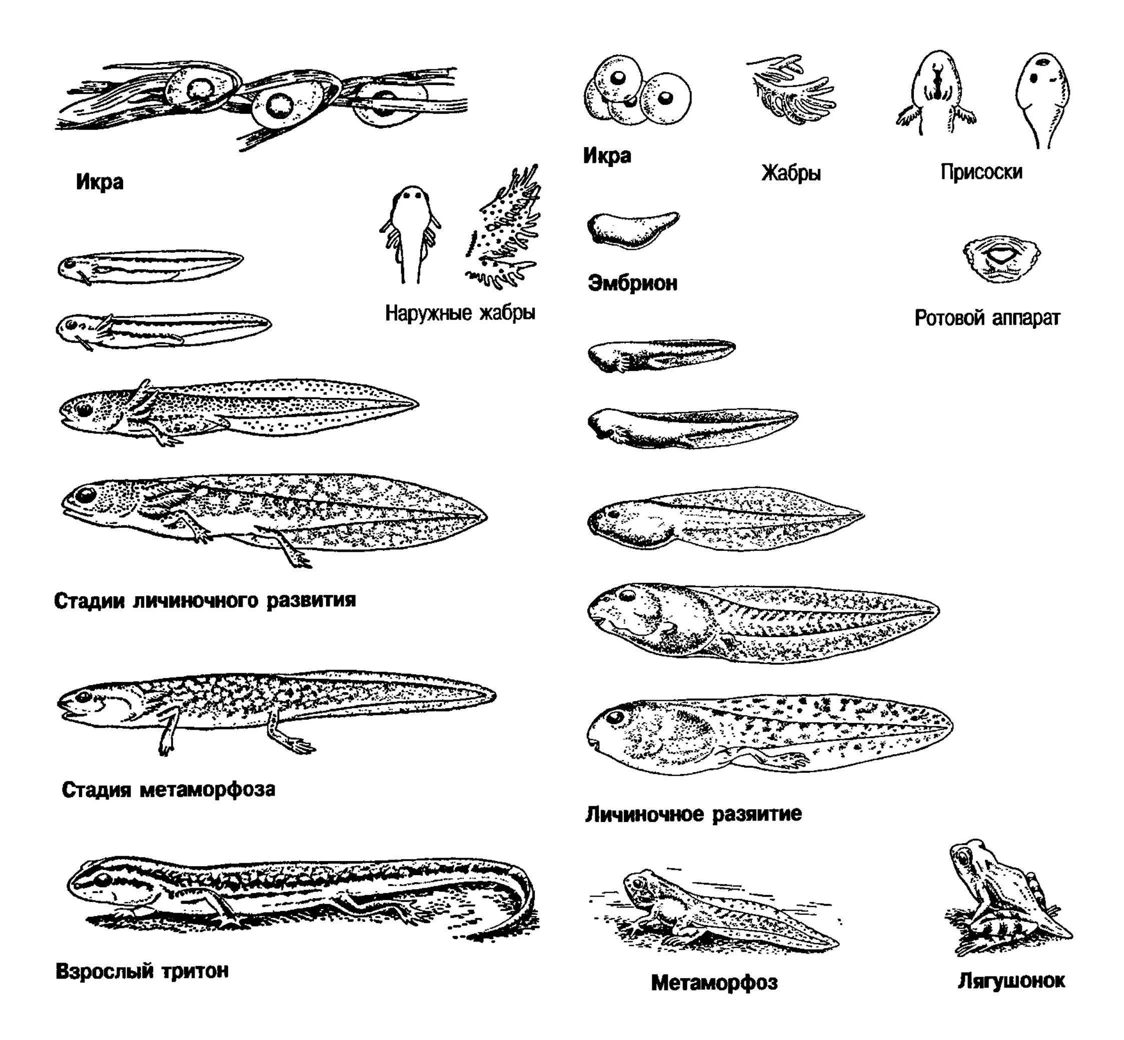



**Рис. 82.** Развитие обыкновенного тритона Triturus vulgaris (из Банникова, 1958)

**Рис. 83.** Развитие травяной лягушки Rana temporaria (из Банникова, 1958)

Для переваривания растительной пищи развился длинный извитой кишечник, что привело к существенным изменениям жаберного аппарата и к тому, что жабры у них прикрыты кожей.

По мере онтогенеза меняется и экология организма. Адаптация личинки тритона, живущей в воде, и взрослого тритона, находящегося в воде только во время размножения, разная. Отбор, под действием которого формируются приспособления двух последовательных стадий онтогенеза, идет в разных направлениях. В результате, по мере филогенеза увеличиваются различия между стадиями (сравни рис. 82 и рис. 83). Однако, каждая предыдущая стадия является основой для формирования следующей. Поэтому, при переходе от стадии к стадии должны быть уничтожены ставшие ненужными адаптации предыдущей и сформированы — следующей. В результате возникает интеркалярная (вставочная) стадия метаморфоза, специально служащая для переключения адаптаций дивергировавших стадий онтогенеза. Чем дальше зашла дивергенция стадий, тем глубже перестройка организации в ходе метаморфоза. У хвостатых амфибий перестраиваются покровы тела, исчезают сейсмосенсорная система, плавниковая складка, жаберные дуги и наружные жабры, формируется мускулистый язык. У бесхвостых глубокой перестройке подвергаются, кроме того, вся пищеварительная система, челюсти и система локомоции (конечности и их пояса), а вместе с ними и позвоночник.

Чем глубже перестройка организации в процессе метаморфоза, тем вероятнее гибель животного на этой стадии. С одной стороны повышение смертности обусловлено тем, что снижается приспособленность к условиям существования: адаптации предыдущей стадии утрачивают свое значение и редуцируются, а адаптации следующей — только формируются. С другой стороны, глубокая перестройка организации связана с возможностью различных генетических и морфогенетических нарушений. В эксперименте, то есть при выровненных и благоприятных условиях развития, в течение метаморфоза и сразу после его окончания, гибнет до 20 % травяных лягушек. Метаморфоз является одним из критических периодов онтогенеза.

Критичность метаморфоза приводит к отбору, снижающему смертность на этой стадии развития. У амфибий это выражается в усилении контроля процессов перестройки организации гормонами щитовидной железы. Гормональный контроль свойственен и хвостатым и бесхвостым амфибиям, но у бесхвостых он выражен значительно сильнее. Метаморфоз тритона продолжается 7—8 дней и его можно затормозить внешними воздействиями — голоданием или понижением температуры. Метаморфоз лягушки происходит за 4 дня и, раз начавшись, проходит до конца. Ухудшение внешних условий может вызвать гибель, но не остановку метаморфоза. Усиление эндокринного контроля метаморфоза у бесхвостых амфибий означает его автономизацию и от средовых и от генетических нарушений. Ухудшение условий среды неспособно задержать его, а усиление гормональной регуляции

означает повышение степени эпигеномности, независимости морфогенеза от генетической детерминации. Высшей степени автономизация метаморфоза достигает у насекомых с полным превращением. На стадии куколки происходит почти полный лизис тканей гусеницы, а тело имаго формируется из недифференцированных до тех пор клеток имагинальных дисков. Не случайно метаморфоз высших насекомых происходит под защитой плотной оболочки куколки. Параллельно с автономизацией метаморфоза происходит и рационализация морфогенетических процессов, происходящих на этой стадии онтогенеза. Это видно и при сравнении скорости метаморфоза хвостатых и бесхвостых амфибий, и при сравнении степени перестройки организации насекомых с неполным и полным превращением.

Эмбрионизация приводит к двоякому результату: эмбриональные стадии утрачивают ставшие ненужными приспособления, обеспечивавшие предкам существование во внешней среде. Эти приспособления функционально замещают вторичные зародышевые оболочки, обеспечивающие развитие под плотными покровами яиц или в материнском организме. В результате эмбриональное развитие и упрощается и ускоряется. Преимущество вторичных эмбриональных оболочек состоит в том, что они отбрасываются при вылуплении или при рождении и не влияют на дальнейшее развитие. При далеко зашедшей эмбрионизации утрачивается и стадия метаморфоза, которая становится ненужной, т. к. редуцировались личиночные адаптации, например амфибиям, предкам рептилий, было свойственно развитие с метаморфозом. Рептилии в результате эмбрионизации утратили метаморфоз, развитие их снова стало прямым как у ланцетника. Такой способ развития Захваткин (1953) назвал вторичноличиночным. Для вторично-личиночного развития, как и для первичноличиночного характерна плавная смена стадий онтогенеза.

Как бы далеко ни зашла эмбрионизация, она не может привести к тому, что рождается вполне взрослый организм. Напротив, рационализация эмбриогенеза обеспечивает возможность продления постнатального развития, что важно, так как оно позволяет усложнять организацию взрослой особи (см. ниже). Однако, новорожденный организм сталкивается все с теми же затруднениями: необходимостью продолжать рост и развитие и противостоять повреждающим воздействиям внешней среды. Обычно это ведет к усилению заботы о потомстве со стороны родителей.

Иная ситуация возникает в том случае, когда преобладает элиминация поздних стадий онтогенеза и (или) взрослых особей. Тогда отбор благоприятствует выпадению этих стадий и смещению размножения на более ранние стадии развития. Происходит «помолодение» репродуктивной части популяций данного таксона. Этот процесс называют по-разному: феталицией (Fetalis — детский), педоморфозом (Pedos — детский) или неотенией. В строгом значении термина неотения означает размножение личинок, но часто применяется в более широком значении, аналогичном термину

педоморфоз. Педоморфное развитие выражено у очень многих групп беспозвоночных животных и многих высших растений. Оно свойственно хвостатым и бесхвостым амфибиям по сравнению с их предками — стегоцефалами. Оно часто встречается у мелких млекопитающих. Педоморфоз несомненно имел большое значение в антропогенезе (рис. 84).

Причины педоморфоза можно пояснить на примере обыкновенной полевки *Microtus arvalis* (Башенина, 1962). Судя по развитию окостенений черепа, эти зверьки становятся взрослыми в возрасте около 6 месяцев. Примерно в это время они начинают выходить из нор на дневную поверхность ради питания и расселения. С этого времени они начинают служить добычей всевозможным хищникам: куницевым, лисицам и даже волкам, луням, канюкам, мелким соколам, воронам и даже сорокам. За этим видом в териологическом фольклоре закрепилось прозвище «универсальный корм». Жесткий отбор против дефинитивной стадии развития привел к тому, что половая зрелость и размножение у обыкновенной полевки начинаются в 2-х месячном возрасте, когда зверьки еще не выходят из нор и питаются материнским молоком. У хвостатых амфибий взрослые животные страдают от обсыхания. Тонкая влажная кожа необходима им для газообмена. Через нее выделяется до 100 % углекислого газа и поступает от 50 % кислорода (у форм, имеющих легкие), до 100 % (у безлегочных форм). В результате, у многих хвостатых амфибий размножение происходит на личиночных стадиях развития. Из 8 современных семейств отряда хвостатых амфибий 4 семейства полностью неотеничны и еще в 3 семействах неотенична часть видов.

Педоморфоз или неотения, в широком смысле термина, имели, по-видимому, существенное значение в эволюции многих групп. Так, счи-

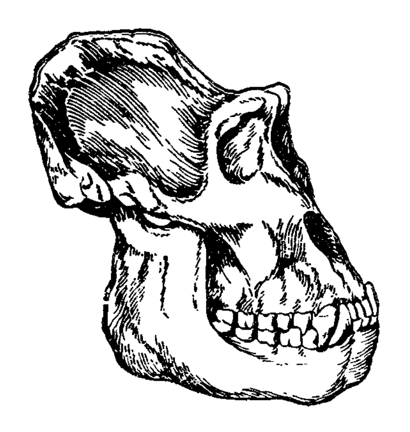




**Рис. 84.** Черепа старой (слева) и молодой (справа) горилл. Строение черепа молодой гориллы ближе к строению черепа человека (из Шмальгаузена, 1969)

тается, что вся травянистая растительность покрытосеменных возникла путем педоморфоза от древесных форм. Предполагается, что насекомые возникли путем педоморфоза от личинок многоножек. Существует гипотеза, согласно которой хордовые возникли от личинок оболочников. Все эти гипотезы основаны исключительно на сравнительно-эмбриологических данных.

При эволюции путем педоморфоза реконструировать филогенез, привлекая палеонтологический материал или данные по сравнительной анатомии взрослых животных, невозможно по определению. Взрослых животных и не было, так как эта стадия онтогенеза исчезла. Поэтому все вышеперечисленные гипотезы, видимо, и останутся гипотезами. В то же время, эти гипотезы, так же как и концепция квантовой эволюции (см. 11.1), объясняют разрывы в палеонтологической летописи между таксонами высокого ранга.

## 8.3. Теория филэмбриогенеза

Процессы эволюционных изменений стадий онтогенеза целостного организма происходят посредством эволюции его подсистем: органов, тканей и клеток, происходящих на каждой стадии развития. Это видно, в частности, из краткого перечисления морфологических преобразований, происходящих на стадии метаморфоза амфибий, или при деэмбрионизации развития жуков. Исторически, разработка проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза начиналась с изучения органного уровня организации. Эволюцию органов, тканей и клеток описывает сформулированная А. Н. Северцовым (1939) теория филэмбриогенеза. По определению **«филэмбриогенез — это эволюционное изменение хода онтогенеза»**.

***Модусы прогрессивной эволюции***

Различают три модуса (способа) филэмбриогенеза, ведущих к прогрессивному развитию подсистем организма: анаболию — надставку конечных стадий онтогенеза, девиацию — уклонение на промежуточных стадиях онтогенеза потомков по сравнению с предками и архаллаксис — изменение первичных зачатков.

**Анаболия** — наиболее часто встречающийся модус филэмбриогенеза. Примером может служить развитие челюстей у рыбы саргана *Belone belone* (рис. 85). У мальков саргана челюсти короткие, как у взрослой атерины *Atherina mochon*. Затем нижняя челюсть удлиняется, а верхняя отстает в росте. Соотношение размеров челюстей приобретает сходство с таковыми у взрослого полурыла *Hemiramphus sajor*. Это первая анаболия. Вслед за ней возникает вторая анаболия: верхняя челюсть тоже удлиняется,

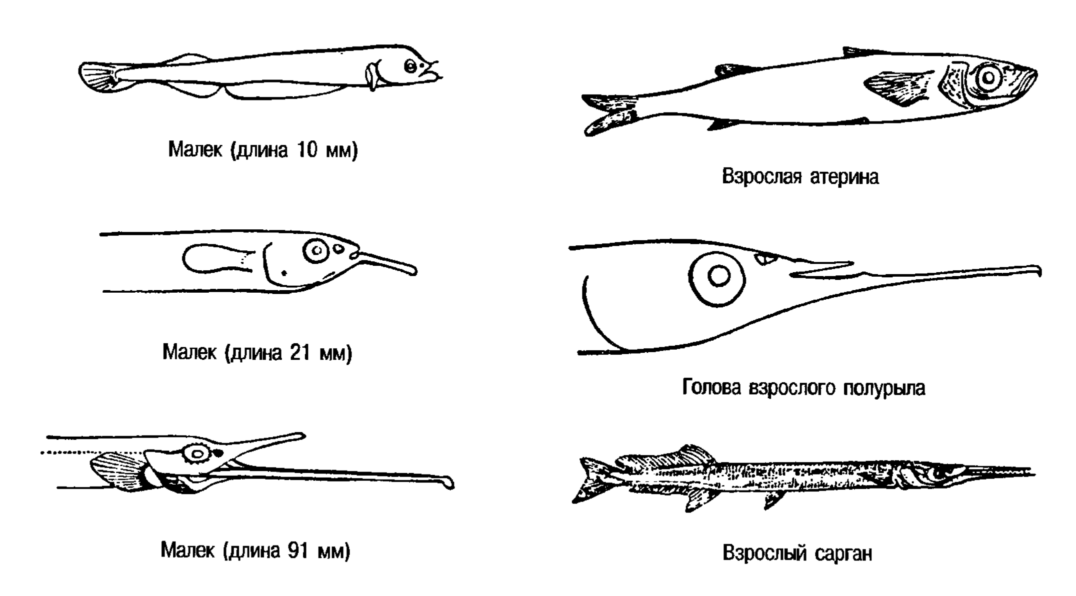



**Рис. 85.** Анаболия развития челюстей у саргана Belone belone (по А. Н. Северцову, 1939)

и у взрослого саргана челюсти напоминают пинцет, которым этот мелкий пелагический хищник и схватывает свою добычу, главным образом, планктонных беспозвоночных.

Таким образом, анаболия представляет собой дальнейшее развитие признаков, существовавших у предков. Поскольку отбор идет по функциональным признакам фенотипа, их дальнейшее развитие всегда более вероятно, чем перестройка более ранних стадий морфогенеза. Этим и объясняется то, что анаболии возникают чаще других модусов филэмбриогенеза.

Посредством анаболии часто происходит эволюция признаков не только взрослого организма, но и промежуточных стадий онтогенеза. Так, усложнение наружных жабр хвостатых амфибий — возникновение добавочных рядов лепестков, в которых и происходит газообмен, шло посредством анаболии. Было показано, что увеличение числа интеркалярных нейронов в центральной нервной системе хордовых происходило тоже посредством анаболии. Этим была доказана применимость теории филэмбриогенеза к эволюции тканей. Посредством анаболий, на основе ресничной эпителиальной клетки формировались светочувствительные элементы сетчатки глаза позвоночных — колбочки и палочки. Клетки тоже эволюируют посредством филэмбриогенезов.

Как видно из примера эволюции челюстей от атерины до саргана, рекапитуляция в онтогенезе потомков состояний органов, свойственных их предкам, происходит в результате надставок конечных стадий развития. Надо, однако, отметить, что рекапитулируют не состояния челюстей взрос-

лой атерины и полурыла, а поздние стадии морфогенеза этих органов. По окончании морфогенеза орган уже не меняется. Из сказанного следует, что в основе биогенетического закона лежит модус анаболии. Этот же модус объясняет и законы Бэра. Зародышевое сходство в значительной мере обусловлено общностью происхождения. Специализация развития обусловлена тем, что в разных направлениях филогенеза дочерних таксонов возникали разные анаболии.

В дальнейшем филогенезе анаболии обычно не остаются неизменными. Они подвергаются рационализации. Это обусловлено двумя причинами. Первая причина — на любой признак, сохраняющий свое адаптивное значение, действует стабилизирующий отбор, что приводит к совершенствованию морфогенеза и, тем самым, к упрощению и ускорению развития признака. Вторая причина состоит в том, что удлинение и усложнение онтогенеза целостного организма, обусловленное анаболиями, может привести к неблагоприятным последствиям. Например, развитие не будет укладываться в благоприятный сезон. В этом случае ускорение развития в результате его рационализации тоже адаптивно. Геккель был не так уж неправ, считая онтогенез быстрым и кратким повторением филогенеза. Он ведь не знал о рационализации, но, как тонкий наблюдатель, констатировал факт: онтогенез потомков короче и проще, чем у предков.

**Девиация** — уклонение на промежуточных стадиях развития, является вторым модусом филэмбриогенеза, ведущим к прогрессивному развитию органов. При девиации происходит не дальнейшее развитие, а изменение морфогенеза органа. Примером может служить развитие пера у птиц, по сравнению с развитием чешуи у их предков рептилий (рис. 86). В обоих таксонах оно начинается одинаково — утолщением эпидермиса и скоплением под ним

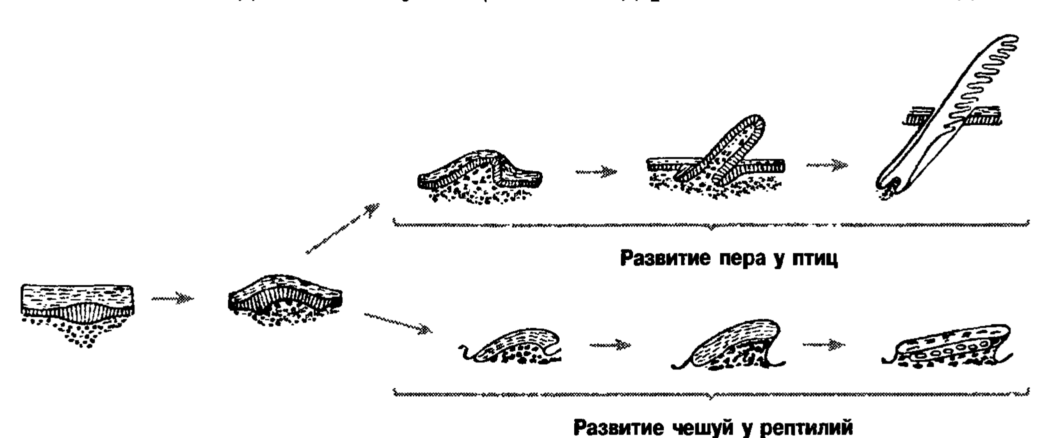



**Рис. 86.** Девиация развития перьев птиц (по Матвееву, 1966, с изменениями)

клеток дермы. На следующей стадии эпидермис выгибается вверх и утолщается, а клетки дермы скапливаются под этим выгибом. С этой стадии возникают различия в морфогенезе чешуи и пера. У рептилий выгиб эпидермиса приобретает уплощенную форму и его наружный слой начинает ороговевать. На следующей стадии возникает плоская роговая чешуя. У птиц эпидермис продолжает нарастать, образуя длинный сосочек, внутри которого располагаются клетки дермы. Затем основание зачатка пера погружается в глубину кожи и образуется эпидермальное влагалище пера. После этого эпидермальный сосочек дифференцируется на бородки пера и ороговевает, а клетки дермы внутри него рассасываются — возникает полый внутри роговой очин пера. Девиации возникают значительно реже анаболий.

**Архаллаксис** — изменение первичных зачатков — явление еще более редкое, чем девиация. Примером архаллаксиса может служить развитие позвоночника и осевой мускулатуры у змей по сравнению с ящерицами (А. Н. Северцов, 1939) (рис. 87). Число позвонков у крупных ящериц составляет 30—35, у крупных змей оно достигает 500. Числу позвонков соответствует число сомитов. Удлинение тела в эмбриогенезе рептилий происходит путем последовательной закладки сегментов от головы к хвосту. Однако, на сравнимых по строению головы стадиях развития, число сегментов у змей всегда больше, чем у ящериц. Когда у геккона сформировано 24 сомита, у ужа их 34, когда у геккона 42 сомита, у ужа их уже 142 и т. д. Развитие позвоночника и сомитов у змей, по сравнению с их ящерицеобразными предками, изменено с самого начала органогенеза этой системы. Таким образом, посредством архаллаксиса возникают новые структуры, отсутствовавшие у предков. Следует, однако, отметить, что относительно вновь

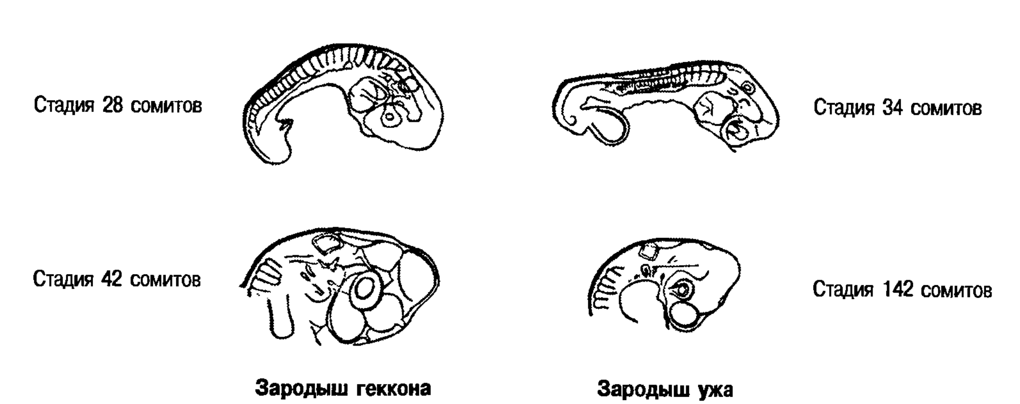



**Рис. 87.** Закладка сомитов у геккона (Ascalobotes fasciculatus) и ужа (Natrix natrix) (из А. Н. Северцова, 1939)

возникающих сегментов тела змей, действительно происходит изменение первичных зачатков. Однако, относительно позвоночника в целом, происходит ранняя девиация. Развитие у змей на ранней стадии уклоняется от такового у ящериц.

Есть еще одна сложность в интерпретации модусов девиации и архаллаксиса. Поскольку естественный отбор идет по функциональным признакам, трудно предполагать, что уклонение на промежуточных дофункциональных стадиях, а, тем более, изменение первичных зачатков может происходить под действием движущего отбора. Вероятнее предположение, что в начале возникает анаболия, а затем под действием стабилизирующего отбора происходит рационализация процессов развития соответствующих структур, и их морфогенез отклоняется от первоначального пути на все более ранних стадиях (рис. 88). Представление о том, что девиация и архаллаксис являются следствием рационализации онтогенеза, а не способом эволюции функциональных признаков, было сформулировано Шишкиным (1988). Оно, по всей вероятности, справедливо относительно архаллаксиса, но не для всех случаев девиации. Дело в том, что органы обычно начинают функционировать раньше, чем завершается их морфогенез. Ребенок начинает ходить задолго до того, как кости и мышцы его ног достигнут размеров, свойственных взрослому человеку и окончательно сформируются их структура и пространственные соотношения. В том случае, если движущий отбор действует на функциональные признаки до окончания их морфогенеза, может произойти девиация, которая приведет к перестройке признака, свойственного предкам.

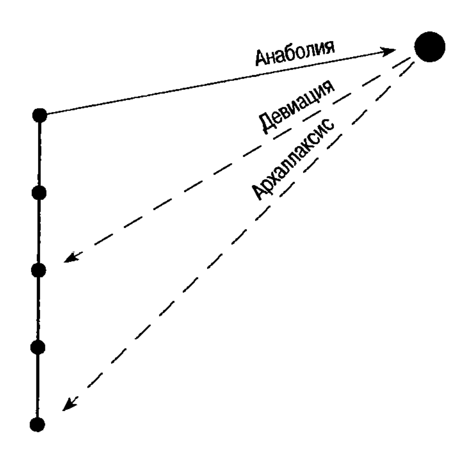
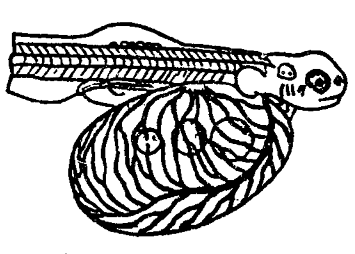


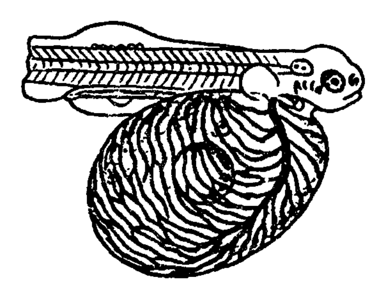
**Рис. 88.** Девиация и архаллаксис как результат рационализации онтогенеза

### *Редукция органов*

Редукция органов в процессе филогенеза также происходит посредством филэмбриогенезов. В том случае, если какая-либо подсистема организма утрачивает свое функциональное значение и перестает подвергаться действию естественного отбора, она начинает разрушаться. Обычно, первыми исчезают самые поздние стадии онтогенеза этой системы. Затем этот процесс охватывает все более ранние стадии, и редуцирующийся орган постепенно превращается в рудимент — недоразвитый зачаток органа. **Рудиментация происходит путем отрицательной анаболии.** Например,

у пещерной слепой амфибии протея *Proteus anguineus* глаза на ранних стадиях развиваются нормально, и из икринки вылупляется зрячая личинка. Затем их развитие замедляется, не развиваются мышцы, управляющие движениями глазного яблока, и маленький недоразвитый глаз оказывается погребенным под кожей. Так же происходит развитие глаз у пещерной рыбы *Astyanax jordani* (сем. Choracinidae). Интересно, что у этой рыбы отрицательная анаболия развития глаз дополняется положительной анаболией развития нейромастов — сейсмосенсорных органов, воспринимающих колебания воды. Дополнительные нейромасты развиваются в конце личиночного периода на месте рудимента глаза, оставшегося под кожей головы (Дислер, Смирнов, 1979). Отрицательные анаболии, так же как положительные, подвергаются рационализации. Поэтому остановка развития при рудиментации смещается в процессе филогенеза на все более ранние стадии онтогенеза. В результате, при далеко зашедшей рудиментации, возникает отрицательный архаллаксис: сразу возникает закладка уже редуцированного органа. Например, у лошадей закладки рудиментов II и IV пальцев — грифельных косточек — изначально меньше закладки III пальца, превращающегося в копыто.


Onchorynchus gorbusha


Onchorynchus keta

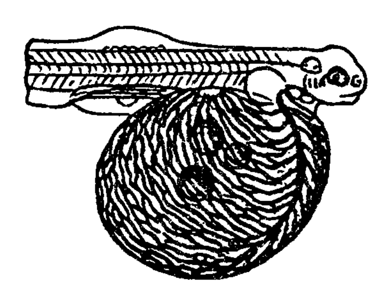

Onchorynchus masu

**Рис. 89.** Желточные сосуды дальневосточных лососей в зависимости от аэрации среды (по Соину, 1980 с изменениями)

**Вторым способом редукции органов является афанизия, при которой закладка органа сначала развивается прогрессивно, затем ее развитие прекращается, и начинается редукция.** В результате она исчезает бесследно. Афанизия обычно связана с резкой сменой экологии развивающегося организма. Орган, функционирующий на предшествующей стадии онтогенеза, на следующей стадии становится не только бесполезным, но и вредным. Так у эмбрионов и личинок многих рыб, например, лососевых, икринки которых содержат много желтка, развивается богатая сеть желточных кровеносных сосудов (рис. 89). По ним питательные вещества доставляются к развивающимся органам

и тканям. Имеют они значение и для газообмена. По мере расходования желтка и уменьшения желточного мешка, эти сосуды редуцируются, так как поддержание в них кровотока требовало бы дополнительных энергетических затрат, а основную свою функцию они уже выполнили.

Резорбция (рассасывание) провизорных образований в процессе афанизии обычно происходит как процесс, обратный их прогрессивному онтогенетическому развитию. Первыми редуцируются те части, которые возникли последними. Так, у личинок хвостатых амфибий, по мере их роста, наружные жабры увеличиваются, и на них развиваются все новые жаберные лепестки, обеспечивающие газообмен растущей личинки. В метаморфозе жабры редуцируются, причем редукция идет в обратном порядке, от концов жабр к их основаниям. Этот процесс тоже называется отрицательной анаболией, хотя в данном случае происходит не выпадение конечных стадий онтогенеза органа, а его обратное развитие.

Таким образом, **эволюцию онтогенеза можно представить, как сложную систему филэмбриогенезов, перестраивающуюся по мере прогрессивной эволюции данного таксона**. На каждой стадии онтогенеза анаболии органов, тканей и клеток, сформировавшиеся у предков, дополняются новыми анаболиями, исчезают в результате рудиментации или афанизии, подвергаются рационализации, превращаясь в девиации или архаллаксисы и снова надстраиваются анаболиями. Однако, филэмбриогенезы — не элементарный механизм эволюции индивидуального развития. Это видно хотя бы из того, что все приведенные примеры филэмбриогенезов выявляются при сравнении таксонов не ниже видового ранга. Основой формирования филэмбриогенезов является эволюция морфогенетических корреляций — креодов онтогенеза.

## 8.4. Эволюция онтогенетических корреляций

В разделе 2.3 охарактеризованы три основных типа онтогенетических корреляций: геномные, морфогенетические и эргонтические. В этой концепции Шмальгаузена основное внимание обращено на взаимодействие развивающихся подсистем организма, тогда как в сформулированной Уоддингтоном концепции креодов морфогенеза подчеркивается прочность онтогенетических процессов, их устойчивость к экзогенным и эндогенным повреждающим воздействиям. Мы говорили, что стабилизирующий отбор, в его канализирующей подформе, ответственен за формирование и усовершенствование морфогенетических корреляций.

Выше было показано, что механизмом филогенетических изменений являются филэмбриогенезы. Однако, филэмбриогенез не элементарный

механизм эволюции индивидуального развития. Об этом свидетельствуют два рода данных. Во-первых, филэмбриогенезы выявляются при сравнении онтогенезов таксонов не ниже (обычно выше) ранга вида. Поэтому, можно утверждать, что каждый филэмбриогенез — результат эволюции под действием естественного отбора. Во-вторых, новые состояния функциональных признаков, формирующиеся путем филэмбриогенезов, не возникали бы, если бы не происходили изменения морфогенеза этих признаков. Следовательно, в основе филэмбриогенезов лежит эволюция онтогенетических корреляций.

Развитие признаков, соответствующее анаболии, такое, как формирование челюстей саргана, обычно описывают как аллометрический рост, не привлекая концепцию онтогенетических корреляций. Поэтому не удалось подобрать пример формирования новых или изменения существовавших у предков корреляций при надставках конечных стадий развития. Тем не менее, косвенные доказательства существуют. Еще в 30-х годах Шмальгаузен выполнил серию исследований по влиянию мутаций на морфогенез гороховидного гребня и мохноногости у кур (см. Шмальгаузен, 1968). Мохноногость — рецессивная мутация, которая в гомозиготном состоянии приводит к тому, что на цевке вместо роговых чешуй развиваются перья. Морфогенез покровов начинается при этой мутации с неправильного распределения скелетогенной мезенхимы задней (постаксиальной) стороны закладки цевки и четвертого пальца. Клетки мезенхимы распределяются под кожей, что нарушает закладку чешуй. Четвертый палец и, особенно, его коготь недоразвиваются. Затем, недифференцированная скелетогенная мезенхима изменяет свою компетенцию. Из нее развиваются перья, прорастающие между недоразвитыми закладками чешуй. Если вспомнить, что у многих бореальных куриных птиц — рябчиков, глухарей, куропаток белой и тундряной, цевка покрыта перьями, станет очевидно, что изменения хода морфогенеза, происходящие на основе наследственной изменчивости под действием отбора, являются механизмом формирования эволюционно новых признаков.

Сформировавшаяся адаптация подвергается стабилизирующему отбору, что приводит к совершенствованию обеспечивающих ее формирование морфогенетических процессов. Пример возникновения новой индукционной зависимости, то есть новой морфогенетической корреляции между закладкой органа обоняния и хоаной у хвостатых амфибий приведен в 5 главе. Возникновение и дальнейшее совершенствование морфогенетических корреляций приводит к автономизации онтогенеза. Представление об автономизации и рационализации и было введено Шмальгаузеном при изучении онтогенетических корреляций.

Примером разных уровней устойчивости морфогенеза к повреждающим воздействиям может служить действие ионизирующей радиации на сперма-

тогенез белого *Hypophthalichtys molitrix* и пестрого *Aristioichthys nobilis* толстолобиков, переживших Чернобыльскую аварию в 1986 г. в садках, находившихся в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС (Белова и др., 1998). К 1989 г. половозрелые, одинаковые по размерам (от 60 до 74,5 см длиной) одинаково упитанные самцы обоих видов различались по устойчивости сперматогенеза. Среди самцов белого толстолобика 13 % были стерильны, а среди самцов пестрого толстолобика стерильных не было. Ионизирующая радиация оказывает и мутагенное действие и нарушает биохимические процессы в клетках, так как стимулирует возникновение свободных радикалов. В этих условиях сперматогенез у пестрого толстолобика оказался более автономизированным от повреждающих воздействий, чем у белого. Автономизация морфогенеза выявляется во множестве случаев экспериментального вмешательства в индивидуальное развитие. Так, выше (4.3) сказано, что при удалении закладки хрусталика глаза амфибий из оставшейся недифференцированной эктодермы, которая в норме стала бы роговицей, возникает новый хрусталик. Пролонгированность индукции — один из способов повысить надежность морфогенеза — результат автономизации.

Параллельно с автономизацией происходит и рационализация морфогенеза. На уровне корреляций индивидуального развития она выражается в утрате частных формообразовательных зависимостей и, тем самым, в упрощении и ускорении морфогенеза. Примером такого процесса может служить упрощение гаструляции у млекопитающих по сравнению с рептилиями. Другой пример — механизм морфогенеза в процессе метаморфоза у насекомых с полным превращением по сравнению с развитием насекомых с неполным превращением.

Шмальгаузен придавал рационализации очень важное значение. Например, он считал, что эутелия — постоянство клеточного состава, свойственное многим беспозвоночным, например, нематодам, является результатом рационализации индивидуального развития. Одним из аспектов рационализации является замена эргонтических корреляций морфогенетическими. Например, у млекопитающих под действием механической нагрузки развиваются мозоли — утолщения рогового слоя эпидермиса, защищающие данный участок кожи от повреждений. У верблюдов мозоли на ногах, защищающие их от горячего песка, возникают еще в эмбриогенезе. У них эргонтическая корреляция заменена морфогенетической.

**В результате рационализации онтогенеза сохраняются те морфогенетические корреляции, которые наиболее важны для продолжения индивидуального развития. Такие взаимосвязи развивающихся подсистем организма Шмальгаузен назвал корреляциями общего значения.** Примерами таких корреляций могут служить гаструляция, свойственная всем Metazoa, кроме Porifera; нейруляция, свойственная всем хордовым; индукция глазным бокалом светопроводящих частей глаза или индукционные зависимости

при формировании парных конечностей, свойственные всем позвоночным; закладка жаберных щелей у Amniota, обеспечивающая развитие сонных артерий и яремных вен и т. п. Сосуды, снабжающие кровью голову и, особенно, головной мозг, в филогенезе произошли от жаберных артерий и вен.

В филогенезе корреляции общего значения подвергаются дальнейшей эволюции. Об этом свидетельствует, например, многообразие механизмов гаструляции. Однако, такие корреляции настолько важны, что всегда сохраняются в процессе филогенеза. Поэтому, в процессе прогрессивной эволюции они накапливаются, что иллюстрирует, в частности, вышеприведенный перечень корреляций общего значения в ряду от возникновения Eumetasoa до возникновения Amniota. Поскольку, как сказано выше, возникновение новых признаков в филогенезе происходит, главным образом, посредством анаболий, которые затем подвергаются рационализации, можно предположить, что на ранних стадиях онтогенеза рекапитуляция обусловлена не надставками конечных стадий развития, как таковыми, а древними анаболиями, ставшими в результате рационализации корреляциями общего значения. У рыб жаберный аппарат эволюировал посредством анаболий. У личинок амфибий исчезли верхние отделы жаберных дуг в результате их отрицательной анаболии, а весь жаберный аппарат подвергся частичной афанизии в метаморфозе. У амниот закладка жаберного аппарата стала корреляцией общего значения.

Таким образом, эволюция онтогенеза представляет собой эволюцию онтогенетических корреляций, лежащих в основе филэмбриогенезов, но имеющих самостоятельное значение механизма эволюционных преобразований подсистем организма. Единственное назначение (функция) любых морфогенетических процессов, происходящих на дофункциональных стадиях развития подсистем организма — продолжение развития для достижения функционального состояния, обеспечивающего адаптацию к условиям существования. Чем надежнее корреляции, тем больше шансов у организма достигнуть стадии размножения. Рационализация обеспечивает надежность морфогенетических зависимостей, а автономизация — их устойчивость и к генетическим, и к средовым повреждениям. Поэтому, фенотип, понимаемый как процесс онтогенеза, представляет собой систему более устойчивую, чем генотип — программа индивидуального развития. Действительно, если на каждое деление клеток приходится 3—4 мутации, а морфогенез надежно воспроизводится в чреде поколений, то прав был Шмальгаузен, который еще в 1938 г. сформулировал представление о том, что устойчивость морфогенеза, а не наследственность, как таковая, ответственна за преемственность организации в чреде поколений.

## 8.5. Гетерохрония

Термин «гетерохрония» введен Э. Геккелем (Haeckel, 1866). В трактовке автора он обозначал изменения сроков закладки и (или) темпов развития органов в ходе филогенеза. Как подчеркивал Б. С. Матвеев (1968), гетерохронии выявляются только при сравнительном анализе. Более поздняя закладка и (или) замедление темпов индивидуального развития признака была названа Геккелем ретардацией, а ускорение развития, как и более раннее его начало — акцеллерацией.

По своему происхождению гетерохронии не представляют собой единого целого. Часть ацеллераций бывает обусловлена рационализацией онтогенеза, а часть, необходимостью более раннего начала функционирования органа — системогенезом (Анохин 1968). Ретардация (см. ниже) также обусловлена системогенезом, а, кроме того, рудиментацией органов. Согласно концепции системогенеза, функциональная система — система взаимодействующих структур, необходимая для выполнения той или иной функции (см. 10.1) на данной стадии онтогенеза, должна сформироваться к тому моменту, когда это необходимо для жизнеобеспечения организма. Если ее функционирование необходимо на более ранней чем у предков стадии онтогенеза, система развивается ускоренно, происходит акцеллерация. Если она «нужна» позже — возникает ретардация. Примером гетерохронии, обусловленной системогенезом, может служить развитие мускулатуры у перелетной саранчи (Крюкова и др., 1979). Мышцы, связанные с локомоцией в течение одиночной фазы жизни, в то время, когда насекомое передвигается по земле, формируются в эмбриогенезе. Развитие продольной спинной мышцы мезоторакса — основной мышцы, обеспечивающей полет, начинается после вылупления. У нимф II возраста идет, главным образом, синтез сократимых белков актина и миозина, а у нимф III возраста формируется гистологическая структура: оформляются миофибриллы и развивается сеть трахей. Таким образом, развитие мышцы нужной стадной фазе, когда саранча летит стаей, дифференциально замедлено. Мышца формируется только к тому моменту, когда она функционально нужна. Ряд авторов (de Beer, 1930, 1958; Rensch, 1954; Remane, 1956; Gould, 1977; Ливанов, 1955) считали гетерохронии важнейшим механизмом филогенетических преобразований организации. А. Н. Северцов (1939), напротив, считал, что это явление не создает новых признаков, приводя лишь к перекомбинации уже существующих. С. В. Емельянов (1968) склонялся к мнению де Бэра (1930), подчеркивал, что гетерохронии являются к тому же механизмом быстрых эволюционных преобразований. Следует, однако, отметить, что представления де Бэра и его последователей и А. Н. Северцова кажутся противоречивыми лишь на первый взгляд: новое сочетание при-

знаков на той или иной стадии онтогенеза, даже если это сочетание признаков, уже существовавших у предков, но на разных стадиях, все же следует рассматривать как новый признак.

Возникает вопрос, что дает такое новое сочетание признаков для дальнейшей эволюции? Иными словами, в чем заключается эволюционное значение гетерохронии и как происходит трансстадийный перенос признаков, фиксируемый нами как акцеллерация или ретардация?

Как отмечено выше, акцеллерации могут возникать в результате системогенеза — избирательно быстрого развития какой-либо морфофункциональной системы в связи с необходимостью более раннего начала ее функционирования. Хорошим примером подобной акцеллерации может служить развитие языка у бесхвостых амфибий по сравнению с хвостатыми. У Urodela язык формируется в течение метаморфоза из двух закладок: железистого поля и лежащего позади него первичного языка — гомолога языка рыб (рис. 90). После слияния этих закладок железы разрастаются на всю спинку языка, и в него врастают мышцы — m. genioglossus — произво-

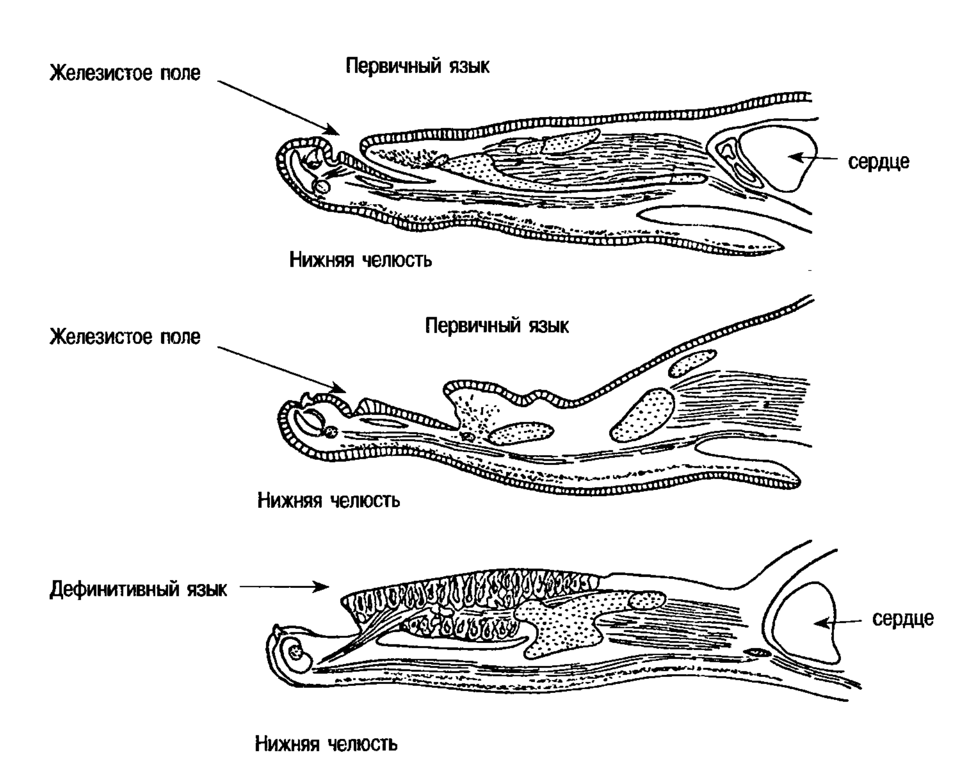



**Рис. 90.** Три стадии развития дефинитивного языка сибирского лягушкозуба Ranodon sibiricus (из Северцова, 1974).

дный m. geniohyoideus растет от симфиза нижней челюсти назад, а m. hyoglossus — производный m. sternohyoideus от гиоидной дуги — вперед.

У Anura язык формируется не в метаморфозе, а в ходе раннего личиночного развития (рис. 91). Лишенный желез гомолог железистого поля tuberculum impar сливается с первичным языком, и в образовавшийся язык врастают вышеуказанные мышцы. Железы на языке Anura возникают лишь в период метаморфоза, параллельно с разрастанием его заднего конца. Столь раннее развитие языка бесхвостых амфибий обусловлено тем, что на нем располагаются два длинных вкусовых сосочка, контролирующие поток воды, несущий пищу от рогового клюва вглубь рта. К основаниям этих сосочков и подрастают мышцы языка, управляя их положением в полости рта. Таким образом, гетерохрония развития языка Anura функционально обусловлена необходимостью создания к началу активного питания системы контроля за составом пищи, поступающей в рот. В филогенезе возникновение этой акцеллерации было связано с переходом личинок Anura от хищничества, что было свойственно их предкам (и личинкам современных Urodela), к фитофагии.

Примером акцеллерации, связанной с рационализацией (вторичным упрощением и укорочением онтогенеза), может служить развитие первичной лакуны — схизоцеля у цистицеркоидов — личинок цестод из отряда Cyclophillidea. Как показал В. Д. Гуляев (1982), адаптация цистицеркоидов к существованию в промежуточных хозяевах с коротким жизненным

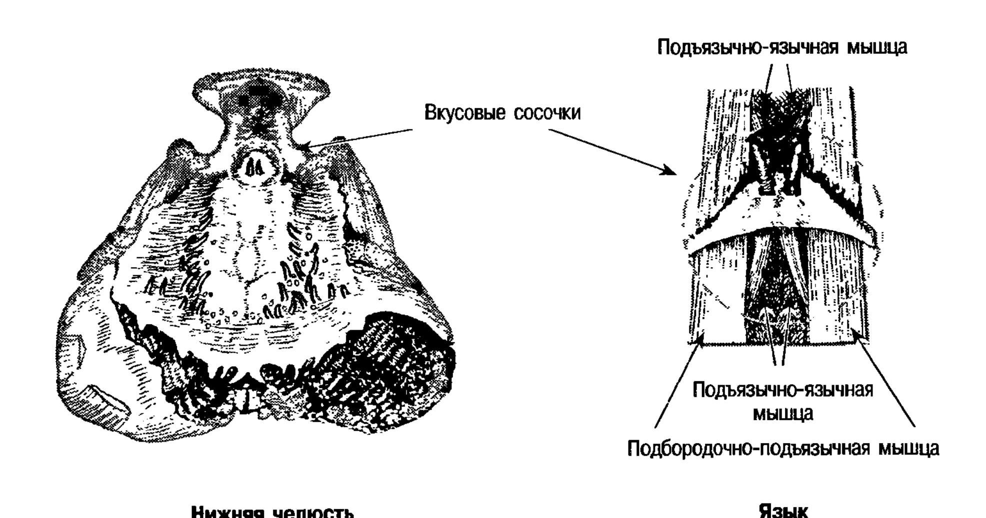



**Рис. 91.** Отпрепарированные язык и дно ротоглоточной полости головастика чесночницы Pelobates fuscus (из Северцова, 1972)

циклом, таких как копеподы и остракоды, привела к тому, что первичная лакуна стала формироваться на стадии мегалосферы — одной из самых ранних стадий ларвогенеза (рис. 92). При попадании таких личинок в промежуточных хозяев, таких как олигохеты или личинки Diptera, цистицеркоиды подвергались сильным локальным сжатиям мощной мускулатурой хозяина. В результате такие личинки лопались, разрываемые собственной полостной жидкостью. Адаптация к жизни в полимиарных (обладающих сильной мускулатурой) промежуточных хозяевах привела у ряда видов Hymenolepididae к быстрому развитию защитной цисты, включающей первичную лакуну. В амниотической полости такой цисты зачатки сколекса и стробилы подвергаются равномерному давлению амниотической жидкости и не повреждаются. У части Aploporaxinae тот же фактор, напротив, привел к резкому увеличению первичной лакуны, прорастающей в церкомер и ускорению ее развития. В результате сжатие тела личинки мускулатурой хозяина приводит к разбуханию тонкостенного церкомера, что демфирует давление и предохраняет личинку от повреждений. Наконец, у другой части видов того же подсемейства произошла ретардация развития первичной лакуны. Она остается небольшой узкой щелью, в которой практически отсутствует полостная жидкость. У таких личинок давление со стороны мускулатуры хозяина также не приводит к разрывам. Таким образом, акцеллерация развития первичной лакуны, не обусловленная какими-либо функциональными причинами, меняя морфологию, приводит к изменению направления эволюции последующих стадий онтогенеза. Вторичное сдвигание сроков закладки органов на более поздние стадии развития едва ли возможно. Накопление корреляций общего значения, обусловленное рационализацией онтогенеза, представляет собой необратимый процесс. Поэтому сдвигание закладки на более поздние стадии означало бы обращение эволюции.

Функциональные причины ретардации могут быть, по-видимому, двоякими. Во-первых, тот или иной орган, развивающийся на определенной стадии онтогенеза, может оказаться функционально бесполезным, или даже вредным для этой стадии. Тогда его развитие приостанавливается вплоть до тех стадий, когда его функционирование станет адаптивным. Во-вторых, орган, адаптивный на промежеточной стадии развития, может, в том случае, если его адаптивное значение сохраняется, сохраниться неизменным и на последующей стадии онтогенеза, то есть задержаться в своем развитии.

Примером ретардации развития, вредного для последующих стадий органа, может служить ретардация морфогенеза первичной лакуны аплопораксин. Примером ретардации развития признака, утратившего на время свое адаптивное значение, может служить задержка дифференцировки m. intermandibularis у личинок бесхвостых амфибий. Мышцы дна ротовой

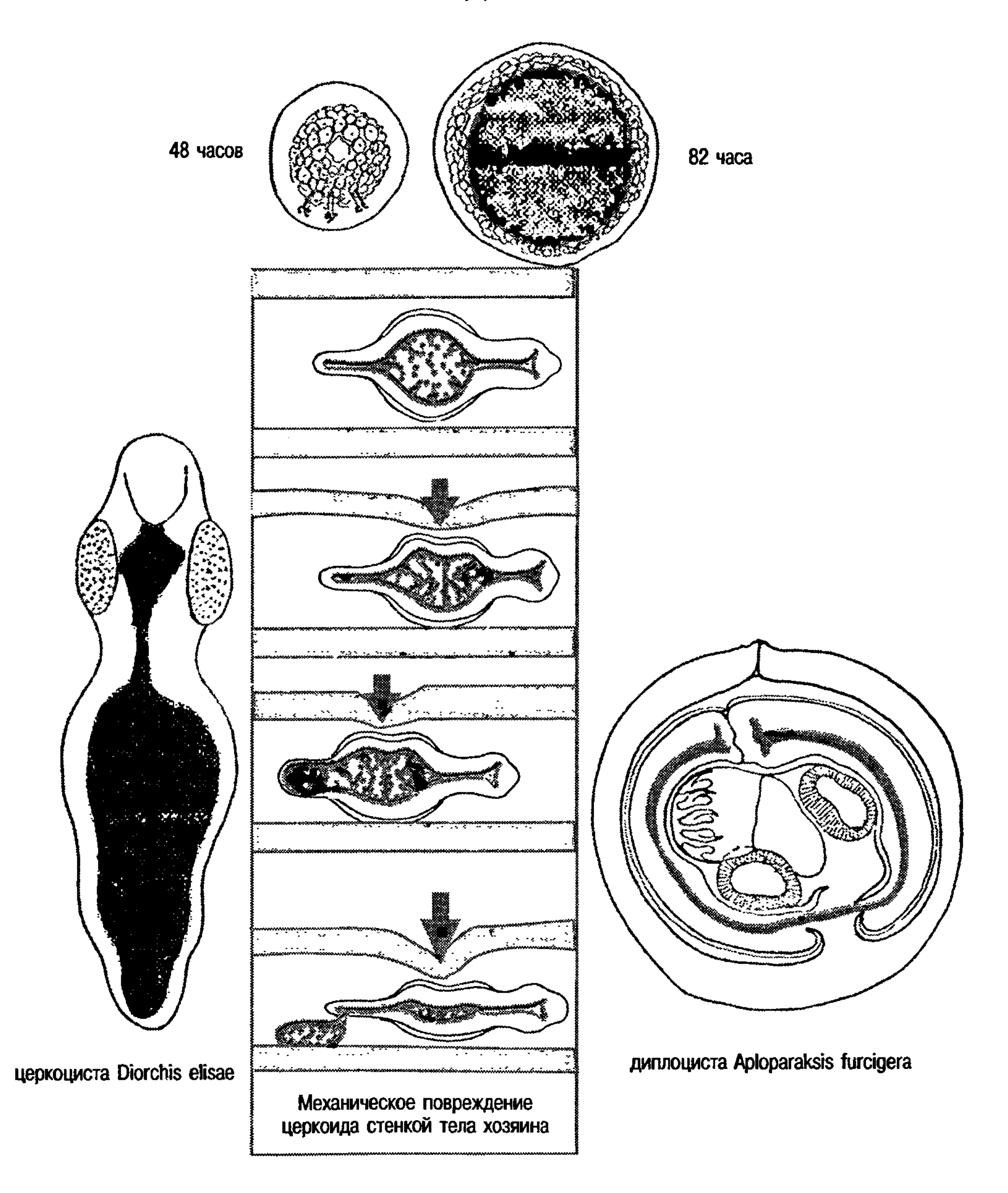



**Рис. 92.** Эволюционные последствия акселерации развития схизоцеля личинок цестод отряда Ceclophilidea, устранившие их механическое повреждение мышцами хозяина (по Гуляеву, 1982)

полости m.m. submentalis, intermandibularis и interhyoideus дифференцируются из единой закладки. У личинок Urodela они возникают на ранних стадиях личиночного развития и формируются к началу активного питания. У головастиков Anura закладка всех трех мышц происходит на сходных стадиях, но затем продолжается дифференциация лишь m. submentalis, и m. interhyoideus, тогда как m. intermandibularis, не участвующий в движениях дна рта, обеспечивающих питание и вентиляцию жабр, останавливается в своем развитии. Дальнейшая дифференцировка этой мышцы происходит только в метаморфозе. У взрослых Anura m. intermandibularis — одна из наиболее мощных мышц дна рта, участвующая в дыхательных движениях и захватывании пищи.

Примером продления адаптивного значения провизорных приспособлений на последующие стадии онтогенеза может служить развитие симфиза нижней челюсти.

У личинок хвостатых амфибий к началу активного питания симфиз нижней челюсти вполне сформирован, а меккелевы хрящи (хрящевая нижняя челюсть) одеты окостенениями, соотношение которых не меняется до конца жизни. У головастиков, в связи с переходом к фитофагии, развивается роговой клюв, меккелевы хрящи приобретают сложную форму и не окостеневают, а передние их концы, лежащие в основании подклювья, обособляются, образуя парные инфраростральные хрящи. В ходе метаморфоза форма нижней челюсти приобретает сходство с таковой Urodela, развиваются окостенения, но инфраростральные хрящи сохраняются самостоятельными. В результате симфиз нижней челюсти Anura сохраняет подвижность, что необходимо для выбрасывания языка при ловле добычи (Северцов, 1978). Признак, оказавшийся адаптивным, на последующих стадиях онтогенеза испытывает ретардацию.

Причины гетерохроний различны. Акцеллерация возникает либо на основе системогенеза — трансстадийного переноса признаков, обусловленного адаптивностью более раннего начала их функционирования, либо в результате рационализации онтогенеза. Как показал И. И. Шмальгаузен, рационализация, как правило, ведет к эмбрионализации. Однако, дезэмбрионизация, связанная часто с увеличением плодовитости, также ведет к дальнейшему ускорению онтогенеза через его рационализацию. Поэтому акцеллерации, обусловленные рационализацией формообразования, представляют собой, по-видимому, наиболее распространенный класс гетерохроний. Поэтому же, видимо, отсутствуют ретардации, выражающиеся в изменении сроков закладки органов. Возникновение подобных ретардаций было бы связано со смещением сроков закладки против основного направления эволюции онтогенеза. Поэтому, даже в случаях ретардации, обусловленной функциональными причинами, наблюдается задержка развития, но не смещение сроков закладки. То же самое наблюдается и при ре-

тардациях, связанных с рудиментацией, то есть с утратой функций. Особый случай ретардации представляет собой продление адаптивного значения признаков на последующие стадии онтогенеза. В данном случае происходит, собственно, не замедление, а остановка развития этого признака, тогда как окружающие его морфологические структуры продолжают развиваться. Ни в одном случае не удается показать, что гетерохронии эволюируют быстрее, чем другие морфологические признаки, напротив, необходимость достаточно сложной перестройки морфогенетических зависимостей минимум на двух последовательных стадиях онтогенеза, связанная с возникновением любой гетерохронии, указывает на то, что изменение темпов онтогенеза признаков не может быть специфически быстрым способом эволюции (Северцов, 1978). Обращает внимание, что ни в одном из вышеприведенных примеров гетерохронии не представляют собой простой перестановки уже существующих признаков на другие стадии онтогенеза. В результате трансстадийного переноса происходят изменения и в морфологии этих признаков. Объяснить это можно тем, что на других стадиях онтогенеза становятся другими сами условия функционирования гетерохронных признаков. Это должно вести к их изменению под действием отбора. Примером такого изменения может служить развитие первичной лакуны у Hymenolepididae, или развитие языка у головастиков. Действительно, язык личинок амфибий служит не для ловли добычи, а для химического контроля состава пищи. Естественно, морфология его на личиночных стадиях должна соответствовать этой функции.

С другой стороны, поскольку формообразовательные процессы представляют собой структурно-открытые системы (Черданцев, 1987), изменение сроков закладки или темпов развития неизбежно приводит к изменению формообразования признаков, подвергающихся трансстадийному переносу. Это, в свою очередь, может диктовать иной путь развития и, тем самым, изменение структуры на функциональных стадиях. Косвенным подтверждением этой причины морфологических изменений при гетерохронии может служить развитие мышц языка у личинок Anura. M. hyoglossus возникает у них не как производное m. sternohyoideus (как у всех других низших наземных позвоночных), а как производное m. geniohyoideus — ближайшей по своему расположению к языку мышцы подъязычного аппарата головастиков.

Таким образом, вопреки мнению А. Н. Северцова (1939), гетерохрония ведет не только к перестановке признаков, возникновению новых для данной стадии их сочетаний, но и к качественной перестройке самих этих признаков.

В заключение следует подчеркнуть, что эволюционное значение гетерохронии заключается не только в том, что она повышает адаптивность тех стадий онтогенеза, на которые переносятся функциональные стадии

развития подвергающихся акцеллерации или ретардации признаков, но и в изменении конструктивной базы дальнейшей эволюции этих стадий. Действительно, гетерохрония меняет морфологию, создает новые функции на тех или иных этапах онтогенеза и, в то же время меняет условия функционирования других синхронных с ней структур. Это резко повышает эволюционную пластичность соответствующих стадий и, тем самым, создает возможность резкого изменения направления их эволюции.

## 8.6. Атавизм

**Атавизмом называется восстановление у потомков признаков, свойственных отдаленным предкам и утраченных предками более близкими. Атавизмы всегда проявляются как индивидуальные изменения. Этим они отличаются от рудиментов.**

Различают гибридный атавизм и атавизм процессов онтогенеза. Гибридный атавизм чаще всего проявляется у домашних животных при межпородных или межлинейных скрещиваниях восстановлением окраски, приближая ее к дикому типу. Впервые это явление описал Дарвин у домашних голубей. Часто оно встречается при скрещивании разных пород кроликов и разных линий лабораторных мышей. Гибридный атавизм объясняется тем, что окраска домашних животных обычно обусловлена рецессивными аллелями. При скрещивании разных пород или линий увеличивается гетерозиготность, что ослабляет фенотипический эффект рецессивов и восстанавливает исходную окраску.

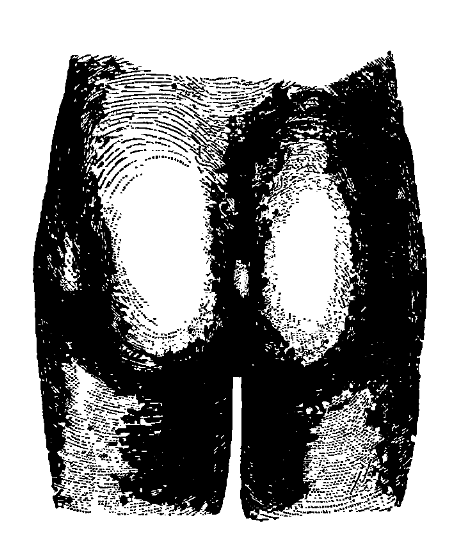


**Рис. 93.** Атавизм хвоста у человека (из Ранке, 1909)

Атавизмы, возникающие спонтанно, в результате восстановления свойственных предкам процессов морфогенеза или при регенерации, можно, по-видимому, объяснить тем, что редукция не всегда связана с полной утратой морфогенетических корреляций, определявших развитие признака у предков. Поэтому, мутационное или средовое нарушение морфогенеза потомков может, в той или иной степени, восстановить утраченные морфогенетические зависимости и привести к возникновению атавизмов. Таковы атавизмы трехпалости у домашней лошади, полимастии или возникновение хвоста

у людей (рис. 93). Подобными же причинами объясняется сходство регенерировавшей клешни речного рака *Astacus fluviatilis* с нормальной клешней более примитивного вида *A. leptodactilus*.

Необходимо отметить, что в качестве примеров атавизмов часто приводят уклонения, таковыми не являющиеся. Так, в нескольких учебниках из издания в издание публикуется портрет «волосатого человека» — русского крестьянина Евтихеева, все лицо которого заросло длинными волосами. У всех млекопитающих шерсть на лицевом отделе головы либо короткая, либо отсутствует. Особенно сильно это выражено у обезьян. Волосы на лице — борода и усы — вторичные половые признаки мужчин. Усиление этой растительности может быть связано либо с увеличением продукции мужских половых гормонов, либо со снижением порога чувствительности к ним кожи лица. Во всяком случае, этот признак не восстанавливает состояние, свойственное предкам человека.

***

Теория филэмбриогенеза была сформулирована А. Н. Северцовым на основе данных по сравнительной эмбриологии органогенезов. В дальнейшем было показано, что она справедлива не только для органного но и для тканевого и для клеточного уровней организации. В результате разработки этой теории получили объяснение биогенетический закон, закон зародышевого сходства и закон специализации развития. В общем, сформировалось представление о том, что эволюцию онтогенеза можно представить как сложное переплетение филэмбриогенезов, каждый из которых меняет функциональные признаки и провизорных и дефинитивных стадий развития. Результаты этих изменений различны. Анаболии обуславливают дальнейшую эволюцию признаков предков, девиации — их перестройку, а архаллаксисы — возникновение новых структур, отсутствовавших у предков.

Однако, благодаря работам, главным образом, Шмальгаузена, Уоддингтона и Шишкина, выяснилось, что реальным модусом филэмбриогенеза являются анаболия и немногие девиации. Все остальные модусы — результат вторичной перестройки формообразования под действием стабилизирующего отбора. Этот вклад экспериментальной эмбриологии и генетики развития в разработку проблемы эволюции онтогенеза остается неизменным уже около 50 лет. Можно только надеяться, что следующий крупный этап разработки этой проблемы будет обусловлен развитием молекулярной биологии.

## Глава 9

# ЭПИСЕЛЕКЦИОННАЯ ЭВОЛЮЦИЯ

**Эписелекционной эволюцией называются процессы возникновения, фиксации и (или) направленного преобразования в чреде поколений признаков фенотипа, являющихся косвенным и не функциональным следствием естественного отбора по признакам ни функционально, ни морфогенетически не скоррелированными с ними. В более кратком определении эписелекционная эволюция — это побочные эффекты естественного отбора, служащие основой дальнейшей эволюции организмов.**

Естественный отбор — переживание наиболее приспособленных — является единственным механизмом эволюции, действующем на популяционно-видовом уровне организации. На организменном уровне, в силу сложности взаимодействия подсистем целостного организма, многие эволюционные изменения этих подсистем не удается объяснить ни как результат непосредственного действия отбора по тем или иным признакам, ни как результат коррелятивных изменений (соотбора) признаков, морфогенетически или функционально связанных с теми, на которые непосредственно действует отбор.

Можно выделить **три типа эписелекционных процессов**: 1) эволюция эпигеномных признаков, обладающих широкой нормой реакции; 2) эволюция генетических систем, слабо влияющих или (и) не влияющих на приспособленность фенотипов; 3) эволюция признаков, связи между которыми не являются объектом естественного отбора.

## 9.1. Эписелекционная эволюция признаков с широкой нормой реакции

Поскольку изменения в пределах нормы реакции онтогенетических, физиологических и поведенческих признаков в ответ на изменения экологической обстановки могут происходить в течение жизненного цикла особи без участия отбора, вопрос состоит не в том, как они формируются, а в том, как эти изменения сохраняются в чреде поколений. Это происходит в тех случаях, когда изменение среды оказывается длительным и не флуктуирующим, или если сам признак стабилизирует положение популяции в среде. Первая из этих двух ситуаций возможна либо при расширении ареала или интродукции вида, либо если она обусловлена внутрипопуляционными взаимодействиями особей, слабо зависящими от биогеоценотической

обстановки. Вторая ситуация возникает тогда, когда эписелекционный признак либо не снижает приспособленности — он селективно нейтрален, либо снижение приспособленности компенсируется другими подсистемами организма. Подобные признаки могут не подвергаться генокопированию, так как их стабильное воспроизведение не стимулирует возникновения стабилизирующего отбора.

Подозревать подобную эволюцию можно в очень многих описаниях реакций организмов на изменения среды, но в отсутствие специальных исследований эписелекции однозначно интерпретируемых ее примеров очень мало. Одним из таких примеров, иллюстрирующих стабильную адаптацию целостного организма вне действия отбора, может служить адаптация серебристых чаек *Larus agrentatus* к хищничеству (Бузун, 1989; Бузун, Мараускас, 1989). С 1960-х годов стали накапливаться сообщения о хищничестве чаек по отношению к другим птицам и мелким млекопитающим. Бузун показал, что этот способ добывания пищи сформировался у них на основе некрофагии, а не клептопаразитизма. В течение гнездового периода чайки поедают погибших птенцов, затем приканчивают и поедают больных и ослабленных, в том числе, отбившихся от собственного гнезда, затем начинают охотиться за здоровыми. На зимовках, на северном побережье Черного моря, чайки расклевывают трупы погибших птиц, затем добывают ослабевших, а затем охотятся на здоровых птиц, главным образом, на лысух *Fulica atra*. Хищничество серебристых чаек факультативно. Однако, как показал Бузун, оно развивается прогрессивно. Совершенствуются приемы умертвления жертв ударами клюва, направленными в голову или в шею. Возникла групповая охота чаек на выбранную ими жертву. Распространение и совершенствование хищничества происходит у чаек путем научения и воспроизводится на основе «социальной наследственности», что не требует отбора на генетическое закрепление этого нового для них типа поведения.

Более четкий пример — географические различия в поведении домовых мышей *Mus musculus* в исконном ареале и на вновь освоенной территории (Краснов, Хохлова, 1994).

В Москве, в жилых постройках и в жилых постройках в Калмыкии, мыши образуют очень стабильные группировки по 6—8 особей с самцом-доминантом во главе. В этих группировках доминанты проявляют очень высокую агрессивность, так что внедрение в сложившуюся группу посторонних особей — чрезвычайно редкое явление. Освоение домовыми мышами Чукотки началось приблизительно в 1960-х годах. По исследованиям конца 1980-х годов в населенных пунктах Чукотки мыши заселяют далеко не все строения. Встречаются переуплотненные поселения, тогда как соседние аналогичные постройки часто остаются незаселенными. Группировки разнообразны по половому и возрастному составу зверьков, но не замкнуты.

Контакты между самцами в основном индифферентные. Агрессивность низкая. В экспериментальных условиях агрессивность тоже низкая, но искусственно меняя условия содержания, ее можно значительно повысить.

Отбор на снижение агрессивности в чукотских популяциях домовых мышей едва ли имел место. Об этом свидетельствует возможность ее усиления в эксперименте. Кроме того, движущий отбор по признаку с широкой нормой реакции всегда мало эффективен. Снижение агрессивности является следствием нестабильности группировок в суровых условиях Чукотки, т. е. оно является побочным следствием освоения новой территории. Поскольку эти условия на северо-восточной границе ареала сохранятся, будет сохраняться и низкая агрессивность.

Еще более ярким примером является эксперимент Захарова (1975) по модификации поведения муравьев *Cataglipnis setipes*. Эти муравьи взаимодействуют между собой только внутри гнезда. Их семьи немногочисленны. Свойственные этому виду одиночные фуражиры вне гнезда индифферентны друг к другу. Захаров огородил гнездо *Cataglipnis*, уменьшив примерно в 6 раз кормовую территорию. Соответственно возросла плотность муравьев на окружающем гнездо пространстве. В результате повышения плотности, уже вне гнезда возникли пищевые контакты между муравьями и направленные потоки движения фуражиров. Другими словами, поведение *Cataglipnis* в эксперименте имитировано внегнездовое поведение рыжих лесных муравьев Formicini, которым свойственны дороги и эстафетная передача пищи от фуражиров в гнездо. Из кратко изложенного результата этого опыта следует, что внегнездовое поведение Formicini является побочным эффектом отбора на увеличение численности семьи. Высокая численность автоматически повышает плотность муравьев в окрестностях гнезда. Это, в свою очередь, могло послужить основой отбора на совершенствование гнездового поведения.

Трудность селекционистской интерпретации ситуаций, аналогичных приведенным примерам эписелекционной эволюции, всегда давала возможность ламаркистам интерпретировать их с позиций наследования благоприобретенных признаков. Эписелекционный подход делает подобную интерпретацию ненужной. Он удовлетворительно объясняет воспроизводимость таких признаков не соматической индукцией, а стабилизацией условий их воспроизведения. Изменение условий использования среды обитания в пределах диапазона, допускаемого нормой реакции, равносильно изменению экологической ниши. На длительных отрезках времени это изменение должно приводить к изменению хода дальнейшей эволюции. Воспроизведение в чреде поколений признаков, возникших эписелекционным путем, должно приводить к изменению других признаков, например, формы клюва у чаек, или способов фуражировки у муравьев.

## 9.2. Эволюция признаков, не влияющих на приспособленность фенотипа

Этот тип эписелекционной эволюции противоположен предыдущему в том, что в нем объединены признаки, жестко детерминированные генетически, но не влияющие на приспособленность фенотипа. К этому типу эволюционных изменений относятся многие аспекты эволюции кариотипа, а также «нейтральная, не дарвиновская эволюция», то есть накопление мутаций, вызывающих селективно-нейтральные или псевдонейтральные замены аминокислот в белках. Возможно, к этому же типу эписелекционной эволюции относятся многие явления, получившие название «эгоистической ДНК» (сравните 1.1).

В рамках синтетической теории эволюции был выдвинут ряд объяснений эволюции подобных структур, главным образом, кариотипов: генетический дрейф, мейотический драйв, инбридинг, селективное преимущество (Васильев, 1974; White, 1987; Bengtsson, 1980; Hedric, 1981 и др.). Во многих случаях структура кариотипа может прямо или косвенно влиять на приспособленность. Об этом свидетельствуют такие явления как клинальная изменчивость хромосомных структур и влияние кариологических различий на репродуктивную изоляцию. Однако, еще с 50-х годов ряд авторов высказывал аргументированное мнение о том, что кариотип, как таковой, не является объектом естественного отбора (Воронцов, 1958, 1960; Mattey, 1969; White, 1978; Баклушинская, Формозов, 2000). Существуют три основных комплекса возражений против признания отбора значимым фактором эволюции кариотипов. Во-первых, внутрипопуляционная изменчивость кариотипов может достигать таких масштабов, что любой селекционный механизм поддержания этого полиморфизма приводил бы к возникновению огромного сегрегационного генетического груза, то есть отягощал бы генофонд популяции таким количеством генов, снижающих приспособленность, что популяция не могла бы существовать.

Примеров высокой хромосомной изменчивости очень много. У дрозофилы в одной популяции может существовать до 20 инверсий (Stalker, 1976 и др.). У мошек число хромосом в одной популяции варьирует от 6 до 14 (Чубарова, Петрова, 1968). В выборках домовых мышей *Mus musculus raddei* из южной Бурятии показан высокий полиморфизм по количеству и сблоченности гетерохроматина (Якименко, Коробицина, 2000). По мере накопления данных накапливается и все большее количество сведений о внутрипопуляционной изменчивости кариотипов по числу хромосом, числу плеч, распределению эу- и гетерохроматина, инверсионному полиморфизму и т. д.

Во-вторых, таксономические различия кариотипов касаются, главным образом, распределения по хромосомам, но не структуры функциональных единиц генома. Состав самих транскрибируемых последовательностей более консервативен.

В-третьих, близкие виды могут существенно различаться по кариотипу, но быть экологически очень сходными, а виды, различающиеся по экологии, обладать сходными кариотипами. Так виды-двойники *Microtus arvalis* и *M. rossomeridionalis* слабо различаются экологией, но четко различаются по кариотипам. Напротив, 8 видов подрода *Mus*, в который входят и 7 подвидов *Mus musculus*, распространенные по всей Евразии, все имеют по 40 хромосом (Булатова, 1994).

Генетический дрейф не может считаться причиной эволюции кариотипов по ряду причин. Он эффективен только при низкой численности популяций. Можно было бы предполагать, что в сложно структурированных популяциях, подразделенных на микропопуляции и семейные группы, он может иметь место. Однако, в этом случае наблюдались бы стохастические различия в частотах встречаемости □-хромосом, локализации плеч, частоте инверсий и т. п. Однако, у большинства видов, обладающих полиморфизмом по признакам кариотипов, наблюдаются дискретные различия хромосомных рас или близких видов. Инбридинг также не может быть причиной эволюционной фиксации кариотипических различий. Эволюция кариотипов хорошо изучена у многих видов, в размножении которых инбридинг не наблюдается.

Одним из объяснений эволюции кариотипов может служить мейотический драйв. Дифференциальное воспроизведение гамет может приводить к фиксации и распространению тех или иных перестроек хромосомного аппарата ядра. Различия по приспособленности фенотипов, возникающие на основе слияния гамет, могут отсутствовать. При мейотическом драйве представление об отборе, в дарвиновском его понимании, неприменимо. Однако, зрелые гаметы — не подсистемы организма. Поэтому, мейотический драйв — это явление промежуточное между механизмом эволюции, постулируемым синтетической теорией эволюции, и эписелекционной эволюцией.

Фиксация, или направленные изменения, как кариотипов, так и компоновки нуклеотидных последовательностей, улавливаемые методами молекулярной биологии могут происходить не в результате их влияния на приспособленность фенотипа, а в результате повышения надежности самих генетических процессов. К таким явлениям можно отнести, например, увеличение частоты АТ-типов ДНК у высших представителей всех царств, фиксацию расстояний от промотора до точки инициации транскрипции и т. п. явления.

Ярким примером подобной ситуации может служить «эгоистическая» дополнительная хромосома у самцов осы *Nassonia witripennis* (Goodfray, Harlay, 1989). ДНК этой добавочной хромосомы состоит из повторов длиной 171 п. о. Если эта хромосома имеется в спермии, оплодотворяющем яйцеклетку, то при первом делении зиготы все остальные хромосомы самца

конденсируются в единый комок и не участвуют в дальнейших митозах. В результате из зиготы возникает гаплоидный самец, но с геномом, полученным от самки, и дополнительной хромосомой от самца. Поскольку самец вполне нормален, он передает дополнительную хромосому при спаривании следующему поколению. Воспроизведение эгоистической ДНК дополнительной хромосомы *N. witripennis*, воспроизводящей себя путем уничтожения собственного генома, происходит только потому, что она не влияет на приспособленность фенотипов самцов.

Другим примером эписелекционной эволюции генетических систем может служить «Храповник Меллера» (Maynard Smith, 1978). Селективная утрата бипарентального размножения автоматически приводит к быстрой гомозиготизации популяций агамных видов. Другой вопрос, почему при этом не происходит инбредной депрессии? Вероятно, этот, постулируемый классической генетикой результат повышения гомозиготности, компенсируется рядом и генетических и селекционных механизмов, таких как полигенность признаков (см. 4.2 и гл. 6), соотбор на перераспределение мобильных генетических элементов или супрессию генов.

Еще один аспект эписелекционной эволюции генетических систем — «нейтральная» или «недарвиновская» эволюция — накопление мутаций, ведущих к селективно нейтральным заменам аминокислот в полипептидных цепях белковых молекул (Кимура, 1985 и др.). В главах 1 и 2 приведен ряд примеров таких замен. Число подобных примеров быстро увеличивается по мере развития молекулярной биологии.

Подобные замены могут быть и вполне нейтральными, то есть не влиять на вторичную и третичную структуры белков. Могут они быть и псевдонейтральными, то есть менять конформацию белковых молекул, но не нарушать при этом их функциональные свойства. В обоих случаях эти изменения и генотипа и эпигенотипа отличаются от эписелекционных изменений нормы реакции только механизмом возникновения. В данном случае он мутационный, в случае нормы реакции — модификационный. По отношению к приспособленности фенотипа и к естественному отбору оба класса изменений одинаковы. Отбор не принимает участия в их формировании. Оба они эписелекционны.

Надо, однако, подчеркнуть, что нейтральная эволюция макромолекул не противоречит селекционной эволюции. По мере накопления нейтральных замен аминокислот их совокупность будет менять конформацию белков настолько, что эти белки станут объектом отбора. Отбор будет либо восстанавливать структуру молекулы (стабилизирующий отбор), либо коадаптировать новую структуру молекулы с ее субстратом (движущий отбор). Во всяком случае, в структуре и нуклеиновых кислот и белковых комплексов, управляющих процессами транскрипции и трансляции выделяются консервативные и лабильные сайты и домены.

## 9.3. Эволюция признаков фенотипа, не подвергающихся отбору и соотбору

К этому третьему типу эписелекционных эволюционных процессов относится эволюция признаков, представляющая собой косвенные, но не корреляτивные следствия отбора, идущего по другим признакам фенотипа. Действительно, независимый отбор признаков, способных взаимодействовать друг с другом, но при этом не связанных ни функциональными, ни морфогенетическими корреляциями, может приводить к изменению структуры их взаимодействия, что равносильно возникновению в онтогенезе нового признака и, тем самым, нового вектора отбора. По-видимому, к этому типу эписелекционной эволюции относятся многие преобразования и морфогенеза, и дефинитивных морфофункциональных систем.

Поскольку адаптивность морфогенеза сводится к его способности продолжаться до тех пор, пока не сформируются функционирующие признаки фенотипа, сам морфогенез определяет приспособленность лишь опосредованно, через функции дефинитивных структур. Так, у амфибий нейруляция происходит путем свертывания нервной пластинки в нервную трубку, а нейроцель возникает вследствие этого сворачивания. У костистых рыб нейруляция происходит иначе: клетки презумптивной нейроэктодермы агрегируют, образуя плотный клеточный тяж, а нейроцель возникает вторично, в результате шизоцельного расхождения клеток. Несмотря на то, что указанные различия являются характеристиками двух достаточно далеких друг от друга классов позвоночных, дефинитивная структура — спинной мозг с нейроцелем существует у обоих классов, как и у всех других позвоночных. Отбор по конечному результату развития явно не мог привести к описанным различиям морфогенеза. Однако, если у амфибий удалить поверхностный слой клеток нервной пластинки, то оставшиеся клетки этой закладки не сворачиваются в трубку, а образуют плотный тяж, в котором нейроцель возникает точно так же, как у костистых рыб — шизоцельно (Детлаф, 1938). Очевидно, различия в механизме нейруляции между рыбами и амфибиями определяются участием в нейруляции поверхностного слоя клеток эктодермы. У костистых рыб этот слой не принимает участия в морфогенезе центральной нервной системы, потому, что он преобразован в защитную оболочку зародыша. При возникновении этой оболочки утрачивается субстрат для апикобазальной поляризации клеток презумптивной нейроэктодермы, и клеточный пласт теряет способность сворачиваться. Таким образом, механизм нейруляции Teleostei — побочное следствие отбора, направленного на формирование дополнительной защитной оболочки зародыша. Вместе с тем, его возникновение нельзя рассматривать и как коррелятивный эффект отбора. Действительно, поскольку потенциальная возможность нейруляции по типу Teleostei существовала у амфибий изна-

чально, отбор на образование защитной оболочки не был сопряжен с отбором на изменение механизма нейруляции. Он лишь изменил морфологию начальных стадий развития (поскольку обособление поверхностного слоя клеток происходит у Teleostei еще во время дробления), что сразу же выявило ранее существовавший альтернативный морфогенетический механизм, который не мог быть реализован в исходной морфологической среде. Заметим, что при этом, и также без участия отбора, возникает новая морфогенетическая корреляция, определяющая формирование полости внутри плотного агрегата клеток: такая полость может возникать только при условии, что дальнейшей агрегации клеток препятствует натяжение наружной поверхности самого агрегата.

Способ нейруляции, свойственный костным рыбам, по-видимому, не может стать объектом генетической ассимиляции. Он воспроизводится эпигенетически. Иными словами, до тех пор, пока у эмбрионов костистых рыб существует защитная оболочка, образуемая поверхностным слоем эктодермы, существует и свойственный им способ нейруляции.

Эписелекционным путем могут возникать даже такие базисные свойства онтогенеза, как морфогенетические корреляции, лежащие в основе эпигенетического механизма эволюции. Например, основным механизмом формирования осевых структур позвоночных считается первичная эмбриональная индукция, определяющая, в частности, корреляцию между краниокаудальной дифференцировкой осевой мезодермы и дифференцировкой нейроэктодермы (Spemann, 1936; Slack, 1983). Понятно, что индукция может участвовать в дифференцировке осевых структур только при условии, что индукционная активность осевой мезодермы регионализована, и эти региональные различия являются свойством самой мезодермы. Между тем у ланцетника индукционная активность осевой мезодермы лишена региональной специфичности (Tung et al., 1962). У зародышей круглоротых, у которых краниокаудальная дифференцировка нейтральных структур выражена уже достаточно четко (т. е. вполне различимы переднеголовной, заднеголовной и туловищный отделы зародыша), материал любого краниокаудального уровня будущей осевой мезодермы может индуцировать как головные, так и туловищные нейтральные структуры, причем выбор определяется исключительно положением, которое этот материал занимает относительно краниокаудальной оси зародыша-хозяина после пересадки (Черданцев, 1991). Только у амфибий материал индуктора обладает собственной региональной специфичностью, хотя в какой-то мере характер индукционной активности все еще обусловлен эффектом положения закладки (Spemann, 1936; Черданцев, 1988).

Таким образом, в ходе филогенеза усложнение пространственной дифференцировки осевых структур опережает эволюцию регионализации индукционной активности осевой мезодермы. То же самое наблюдается и в он-

тогенезе предковых форм: у тех же круглоротых истинная (т. е. не зависящая от эффекта положения) региональная специфичность индукционной активности осевой мезодермы выявляется на более поздних стадиях развития, когда сами осевые структуры уже достаточно дифференцированы морфологически (Yamada, 1937). Как ни парадоксально, но исходным в эволюции первичной индукции оказывается состояние, в котором индукция не может участвовать в нормальной дифференцировке осевых структур, поскольку региональная специфичность возникает как следствие пространственной дифференцировки зародыша, основанной на иных (по-видимому, чисто морфогенетических — см. Черданцев, 1991) механизмах.

Отбор на регионализацию индукции невозможен сразу по двум причинам: во-первых, потому, что факторы, способные вызвать регионально специфическую индукцию, присутствуют изначально как факторы, содержащиеся в уже относительно дифференцированных клетках; во-вторых, потому что действие этих факторов как индукционных сигналов не может проявиться при нормальном ходе развития. Известно, однако, что в продвинутых группах позвоночных раннее развитие подвергалось существенной эмбрионизации.

Эмбрионизация — вообще одно из основных направлений эволюции онтогенеза, обусловленное его автономизацией (см. гл. 8). По мере эмбрионизации многие биохимические процессы в эмбриональных закладках могут смещаться на все более ранние стадии их развития. Тем самым, свойства этих закладок, первоначально возникшие в результате пространственной дифференцировки зародыша, могут постепенно включаться в механизм этой дифференцировки: в частности, факторы, первоначально возникавшие только в относительно дифференцированной ткани, могут приобретать сигнальное значение для ее развития, что и определяет участие индукции в дифференцировке.

Следовательно, значение индукции как нового способа взаимодействия частей развивающейся системы возникает как косвенный эффект стабилизирующего отбора, направленного отнюдь не на совершенствование механизма дифференцировки осевых структур, но на автономизацию онтогенеза от неблагоприятных средовых воздействий через его эмбрионизацию.

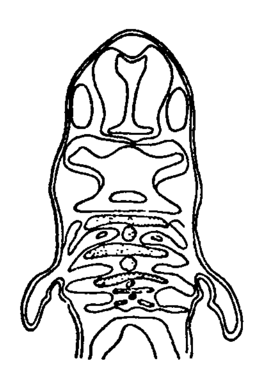
Эписелекционный и, часто, селективно-нейтральный механизм эволюции морфогенеза позволяет рассматривать эписелекцию как один из путей возникновения новых (отсутствующих у предков) признаков. Так, в филогенезе жуков-листоедов (Chrysomelidae) рисунок на надкрыльях возникает как неупорядоченная система мелких пигментных точек. Эти точки образуются в местах контакта жилок с наружным слоем хитина элитр, и их первоначальное расположение целиком зависит от очень изменчивой текстуры поверхности этого слоя (Креславский, 1977). До тех пор, пока распределение пигмента зависит только от текстуры, отбор по это-

му признаку невозможен. Однако, при определенном сочетании степени пигментации и структуры надкрыльев, которое может быть следствием отбора, но идущего не по признаку рисунка на надкрыльях, первичная связь пигмента с текстурой элитр утрачивается. Уже существующие точки становятся «ловушками» пигмента, что ведет к увеличению размеров пятен и независимости их формы от особенностей текстуры. Другими словами, возникает специальный морфогенетический механизм распределения пигмента по поверхности элитр. Любой пятнистый рисунок, если пятна достаточно велики, уже может либо маскировать, либо демаскировать животное на фоне субстрата. Так автоматически, без участия отбора, возникает функция рисунка. Только с этого момента может начаться отбор, идущий непосредственно по рисунку и приводящий к его стабилизации или преобразованию, т. е. к дальнейшей эволюции признака, возникшего эпислекционным путем как следствие преобразования передней пары крыльев в элитры.

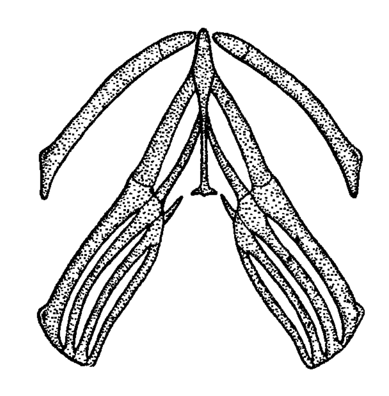
Вероятно, многие морфологические признаки возникают как следствия эписелекционных преобразований онтогенеза. Например, различия в строении и биомеханике движений подъязычно-жаберного аппарата у личинок хвостатых и бесхвостых амфибий нельзя считать результатом отбора, шедшего по функциям этого органа. И у личинок Urodela, и у головастиков Anura главная функция этого органа одна и та же: его колебания создают поток воды, направленный от ротового отверстия в глубь ротоглоточной полости. Вода втягивается в рот и удаляется через жаберные щели. Этот поток служит для транспортировки пищи а у головастиков и для вентиляции жабр (Северцов, 1970, 1980).

Развитие подъязычно-жаберного аппарата и у хвостатых, и у бесхвостых амфибий начинается одинаково: закладки висцеральных дуг лежат трансверзально по отношению к продольной оси тела в боковых стенках жаберной полости. По мере развития они растут вниз и смыкаются на вентральной стороне, охватывая полость глотки, в дне которой формируется закладка базальных элементов (рис. 94, 95). Затем у хвостатых амфибий головной конец тела начинает выпрямляться, а ротовое отверстие постепенно перемещается с брюшной стороны на конец морды. В эти морфогенетические движения вместе с дном ротоглоточной полости вовлекается и подъязычно-жаберный аппарат. В результате гиоидная и жаберная дуги приобретают все более косое положение, а задняя часть копулы — urohyale — разрастается каудально.

Косое расположение висцеральных дуг определяет и механизм движений подъязычно-жаберного аппарата. При ретракции копулы (basale + + urohyale) под действием m. sternohyoideus гиоидная дуга поворачивается передним (вентральным) краем вниз. При этом задний (дорсальный) конец гиоидной дуги опирается на связки (lig. hyoquadratum и lig. hyoman-

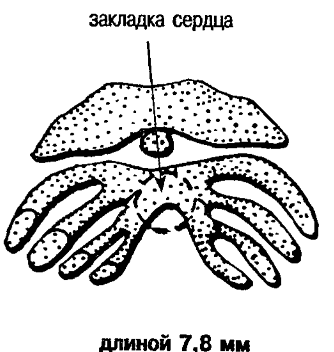


Закладки гиодной и жаберных дуг

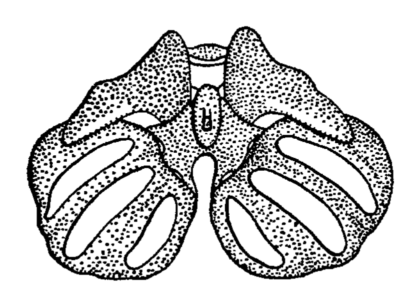


Расположение гиоидной и жаберных дуг сформировавшейся личинки

**Рис. 94.** Развитие подъязычно-жаберного скелета семиреченского лягушкозуба Ranodon sibiricus (из Северцова, 1972)




**длиной 7,8 мм**



**длиной 48 мм**

**Рис. 95.** Подъязычно-жаберный скелет головастиков чесночницы Pelobates fuscus (из Северцова, 1972)

dibulare), соединяющие его с осевым черепом, а передний поворачивается относительно копулы, сохраняющей при опускании дна рта горизонтальное положение. Жаберные дуги опускаются вместе с копулой с помощью m. ceratohyoideus ext. и ряда других мышц (Северцов, 1980). В результате, дно ротоглоточной полости опускается и в него всасывается вода. Возвращение подъязычно-жаберного аппарата в исходное положение происходит под действием вентральных поперечных мышц: m. intermandibularis post. и interhyoideus. Косое положение висцеральных дуг и механизм их движений унаследован личинками Urodela от кистеперых рыб (Jarvik, 1963; Северцов, 1980).

Судя по остаткам подъязычно-жаберного аппарата *Dvinosaurus* (Bystrow, 1938), его конструкция у личинок рахитомных предков бесхвостых амфибий и по его расположению, и по числу дуг была такой же, как у личинок современных хвостатых амфибий. У личинок Anura она другая (рис. 95). Как сказано выше, закладка висцеральных дуг начинается у Anura и Urodela одинаково. Однако, когда закладки дуг начинают смыкаться в дне ротоглоточной полости, развивающаяся закладка сердца сминает жаберную область, особенно вентральную ее часть. В результате висцеральные дуги смещаются вперед (Edgeworth, 1935), а вентральные концы жаберных дуг принимают косое положение (рис. 95). Смещение приводит к тому, что передние края ceratohyalia соприкасаются с задней поверхностью квадратных хрящей. В месте этого контакта развивается затем гиоквадратный сустав.

У чесночницы *Pelobates fuscus* после сжатия закладкой сердца жаберная полость частично расправляется, но затем снова сминается под действием удлиняющегося кишечника, передние петли которого оказываются на уровне затылочной области черепа. У более подвинутых форм (Ranidae, Hylidae, Bufonidae) такого, как у чесночницы, расправления жаберной области не происходит, закладка сердца и кишечника совместно действуют на жаберную область. Разрастанию назад копулы головастиков препятствует закладка сердца, и она остается короткой, а hypobranchialia I и сливаются в единую закладку — planum hypobrancialis. Таким образом, задняя часть жаберной области формируется под действием закладок сердца и кишечника. В филогенезе удлинение кишечника определяло ростральное смещение закладки сердца, и оба эти органа меняли условия онтогенеза подъязычно-жаберного аппарата.

У головастиков, в отличие от личинок Urodela, рот остается нижним. Челюстной аппарат большинства личинок Anura подвергся глубоким преобразованиям: возник аппарат ростральных хрящей, и меккелевы хрящи приобрел сложную конфигурацию, обеспечивающую движения infrarostralia. В результате гиоидная дуга сохраняет трасверзальное положение (рис. 95), что приводит к кардинальному изменению биомеханики движений подъязычно-жаберного аппарата. Опускание дна ротоглоточной полости происходит не под действием m. sternohyoideus, а при сокращении m.m. orbitohyoidei и m.m. suspensoriohyoidei, которые тянут вверх дистальные концы ceratohyalia. В результате эти хрящи поворачиваются в гиоквадратных суставах и их медиальные концы опускаются вместе с копулой и гипобранхиальной пластинкой. Это движение дополняется аналогичным поворотом сросшихся в жаберные корзинки ctratobranchialia, происходящим под действием m.m. levatores arcuum branchialium.

Поднимание дна ротоглоточной полости достигается сокращением m. interhyoideus ant., поворачивающим ceratohyalia в исходное положение. Жаберные корзинки поворачиваются с помощью m.m. subarcuales abl. et recti.

Из краткого описания онтогенеза и механизма движений подъязычного аппарата амфибий следует, что особенности его строения у личинок Anura обусловлены двумя причинами: изменением расположения закладок висцеральных дуг и дальнейшей перестройкой как скелета, так и мускулатуры подъязычно-жаберного аппарата, обеспечивавшей эффективное его функционирование на основе нового расположения дуг. Смещение вперед и сохранение эмбрионального трансверзального положения гибридной и жаберных дуг личинок Anura представляет собой результат эписелекционной эволюции, т. е. не связанный с изменением функции данного признака косвенный эффект селекционной эволюции других органов и, прежде всего, кишечника личинок. Характерный облик головастиков Anura сформировался в ходе приспособления к фитофагии, согласно Шмальгаузену (1964), к питанию обрастаниями в горных потоках. Только адаптация к питанию растительной пищей могла вызвать отбор на удлинение кишечника и, тем самым, смещение вперед закладок сердца и висцеральных дуг, рекапитулирующееся в онтогенезе современных Anura. Переходом к фитофагии обусловлено и развитие ротового «клюва» — аппарата ростральных хрящей, довершившее перестройку морфологии подъязычно-жаберного аппарата.

Таким образом, изменения морфологии этого органа представляют собой следствие адаптивной эволюции других органов, приведшей к изменению пространственных, но не функциональных связей между ними и подъязычно-жаберным аппаратом. Однако, поскольку этот орган на всем протяжении его эписелекционной эволюции продолжал функционировать, параллельно под действием отбора происходила его адаптация к измененной морфологии. Одни мышцы утрачивали свое функциональное значение (m. intermandibularis post., m. sternohyoideus, m. geniohyoideys), другие развивались прогрессивно (m. orbitohyoideus, m. interhyoideus ant. и др.). Расширялись медиальные отделы ceratohyalia, что обеспечивает увеличение площади воздействия этих хрящей на дно рта, возникла copula I, стягивающая, как пряжка, передние выступы ceratohyalia, а hypohyalia преобразовалась в эластичную pars reunions, обеспечивающую подвижность этих хрящей. Список подобных морфологических перестроек, обеспечивающих интенсификацию функций подъязычно-жаберного аппарата головастиков, можно увеличить. Все они представляют собой результат прямого или косвенного отбора, направленного на обеспечение дыхания и транспортировки пищи, и все они представляют собой последствия эписелекционного механизма эволюции. Отбор идет по конечному результату морфогенеза — функционирующей структуре, лучше или хуже обспечивающей эти две функции, а эволюируют процессы морфогенеза, в ходе которых формируется данная функциональная структура. Но эпигенетической эволюции подъязычно-жаберного аппарата не бы-

ло бы, если бы не произошло его эписелекционной перестройки в процессе филогенеза Anura. Следует добавить, что своеобразие морфологии подъязычно-жаберного аппарата головастиков, в значительной степени определяет своеобразие строения и биомеханики дна ротоглоточной полости и языка взрослых Anura. Оценить подобные отдаленные последствия эписелекционной эволюции можно только при детальном изучении каждого подобного случая.

***

**Различие трех механизмов эволюции — генетического, эпигенетического и эписелекционного — справедливо лишь при рассмотрении эволюции на организменном уровне.**

Различая эти три механизма, необходимо подчеркнуть, что поскольку и в индивидуальном, и в историческом развитии организм представляет собой целостную, высокоинтегрированную систему, то и процесс эволюции един. Иными словами, *все три механизма постоянно взаимодействуют между собой*, и, следовательно, можно говорить лишь о том, что в процессе адаптивной эволюции часть признаков преобразуется на основе генетического механизма, часть — на основе эпигенетического, а часть — на основе эписелекционного.

Взаимодействие трех механизмов эволюции означает, что каждый из них ограничен действием двух других, и в то же время влияет на эти другие механизмы. Генетический механизм работает лишь при наличии генетической изменчивости, не только проявляющейся в фенотипе, но и влияющей на приспособленность, при условии, что это влияние воспроизводится от поколения к поколению. Можно предполагать, что чем слабее развит эпигенотип, тем важнее значение генетического механизма и меньше значение двух других. Этот механизм, наиболее важен в эволюции прокариот. То, что львиная доля экспериментальных исследований в природе, доказавших существование этого механизма и сделавших СТЭ самой разработанной теорией эволюции, выполнена на насекомых, объясняется не только тем, что они представляют собой удобный объект, но и тем, что тип их онтогенеза способствует проявлению генотипической изменчивости, что повышает удельное значение генетического механизма в их эволюции.

Вместе с тем, именно генотипическая изменчивость постоянно поставляет материал и, тем самым, стимулирует отбор, ведущий к автономизации онтогенеза, что, в свою очередь, повышает значение эпигенетического механизма эволюции. Эпигенетический же механизм ограничивает сферу действия генетического механизма и одновременно создает базу для эпи-

селекционной эволюции. Если бы онтогенез не был автономен от генотипа и от среды и одновременно устойчив, эписелекционная эволюция была бы невозможна. Поэтому селекционную и эписелекционную эволюцию необходимо различать для того, чтобы ясно понимать, как идет процесс прогрессивной эволюции, но противоставлять их друг другу нельзя, так как эписелекционная эволюция создает основу для возникновения новых направлений отбора. Если бы посредством эписелекционного механизма не возникали новые реакции на изменения внешней среды, не возникали бы новые признаки и не менялось бы соотношение признаков уже существующих, число направлений отбора было бы существенно меньшим, чем оно существует реально. Это число определялось бы количеством креодов, реализующих функциональные системы организма.

В заключение необходимо подчеркнуть, что выделение трех взаимодействующих механизмов прогрессивной эволюции позволяет не только разрешить те противоречия, которые присущи синтетической теории эволюции, но и понять не укладывающиеся в ее рамки, уже очень многочисленные фактические данные, накопленные молекулярной генетикой, экспериментальной эмбриологией, популяционной экологией и этологией.

Глава 10

# ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ОРГАНИЗМА

## 10.1. Структура и функция

Большинству людей интуитивно понятно, что **функция — это то, что делает данная система** (структура). Функция повара — готовить пищу, а официанта — ее подавать. Однако, в биологии приходится несколько глубже рассматривать вопрос о функциях. Прежде всего приходится различать активные функции, требующие для своего выполнения какого-либо действия и пассивные функции, требующие для своего выполнения той или иной структуры, но не действия этой структуры. Так, активная функция локомоции животных требует сокращения мышц, участвующих в перемещении тела в пространстве, а пассивная функция защиты, выполняемая панцирем черепахи, не требует от панциря никаких действий. Поэтому активные функции, выполняемые той или иной структурой могут осуществляться только последовательно. Нельзя одновременно писать и той же рукой чесать в затылке, словом нельзя делать два дела сразу. Напротив, шерсть млекопитающих одновременно может выполнять функции термоизоляции, механической защиты покровов тела и покровительственной окраски. Невозможность одновременного выполнения одной и той же структурой двух активных функций является очень жестким ограничением экологической пластичности. Достаточно напомнить, что даже млекопитающие, имеющие твердое небо и сложно устроенную гортань, обеспечивающие самый короткий среди позвоночных перекрест верхних дыхательных путей и пищеварительного тракта испытывают затруднения с дыханием во время глотания пищи. Вероятно каждому случалось поперхнуться хлебной крошкой, заговорив во время еды. Эволюционные преобразования организмов во многом обусловлены селекционными процессами, направленными на то, чтобы избежать таких ограничений.

Каждая функция организма выполняется той или иной подсистемой (структурой) организма. Передвижение в пространстве осуществляется локомоторной системой, а сшивание нуклеотидов — лигазами и т. д. Функции осуществляют и связи организма с окружающей средой, и связи подсистем внутри организма. Однако, организм — целостная система, и все его подсистемы непосредственно или опосредованно связаны друг с другом. Поэтому на самом деле выполнение каждой функции обеспечивает не только тот эффектор, который непосредственно ее выполняет, но и многие другие подсистемы. Сокращение мышцы обеспечивают и нервная регуляция этого

движения и кровоток, доставляющий в мышцу кислород и гликоген и т. д. П. К. Анохин (1968), введший представление о системном обеспечении функций, рассматривал в качестве элементарной системы рефлекторную дугу, точнее авторегуляторный цикл. Он ввел представление о том, что рефлекторная дуга замыкается через внешнюю среду и часть цикла: среда — рецептор — центральная нервная система служат прямой связью, а часть: центральная нервная система — эффектор — среда — обратной.

Кокшайский (1980) обратил внимание на то, что существует иерархия функций, соответствующая иерархической организации подсистем организма. Сокращение мышцы включает взаимодействие актина и миозина в миофибрилле, взаимодействие миофибрилл в мышечном волокне, взаимодействие мышечных волокон в мышце. Например, синхронное сокращение мышечных волокон обеспечивает сокращение всей мышцы и осуществляемую ею механическую работу, а асинхронное сокращение приводит не к сокращению мышцы, а к увеличению теплопродукции за счет пиломоторной реакции в просторечии называемой дрожью. Надо отметить, что каждая функция может осуществляться выполняющей ее системой, а может в данный момент времени и не выполняться. Пищеварительная функция желудка выполняется только если в нем есть пища. Репродуктивная функция выполняется половыми органами большинства млекопитающих один раз в году. Поэтому функцию можно определить не только как связь подсистемы организма, но и как назначение этой подсистемы.

Исходя из сказанного можно дать следующее определение функции: **функция — это назначение данной морфологической структуры (функциональной системы), обеспечивающее связь подсистем внутри организма и их взаимодействие с окружающей средой, а тем самым приспособленность целого организма.**

Из этого определения следует, что отбор происходит по функциям. Нефункциональные системы не могут подвергаться непосредственному действию ни естественного, ни искусственного отбора. В организме существуют подобные нефункциональные признаки. Обычно они формируются как коррелятивный побочный результат функциональных взаимодействий. Таковы, например, регистрирующие структуры (Мина, Клевезаль, 1976), такие как слоистость отолитов рыб, дентина зубов, слоев трубчатых костей. Неравномерность роста и кальцинации обусловлена сезонными, эстральными и даже суточными изменениями метаболизма, но не имеет ни функционального, ни адаптивного значения.

Представление о том, что отбор идет по функциям разрешает старую дискуссию о примате формы (структуры) или функции в эволюции организмов. Ламарк первым сформулировал представление о том, что функции определяют строение организмов. Это следовало из принципов упражнения и не упражнения органов и наследования благоприобретенных свойств.

Представление о примате функции восприняли все сторонники эктогенетического механизма эволюции. С возникновением генетики сформировалось мнение о примате формы. Мутации не адаптивны, но меняют форму и служат материалом эволюции. Представление о примате формы свойственно и всем автогенетическим теориям. Любая интерпретация имманентного стремления организмов к совершенствованию подразумевает, что возникновение новых признаков в ходе эволюции не зависит от их функций. На самом деле в обоих этих подходах смешиваются два типа процессов развития биологических систем: онтогенез и эволюция. В онтогенезе форма, включая и индивидуальную изменчивость, определяет особенности функционирования подсистем организма и, тем самым, успех или не успех каждого организма в борьбе за существование. В эволюции, поскольку отбор идет по функциям, именно функции определяют филогенетические изменения подсистем организма и организма как целого.

## 10.2. Принципы и типы функциональной эволюции

Функциональные преобразования подсистем организма многообразны. К настоящему времени на органном уровне разными авторами выделено более 30 «принципов и типов филогенетических изменений органов в связи с их функцией», как назвал этот раздел теории эволюции А. Н. Северцов (1939). Кроме того, А. М. Уголев (1985) рассмотрел особенности функциональной эволюции на молекулярном уровне. Ниже описаны только наиболее важные и часто встречающиеся типы функциональных преобразований в ходе филогенеза.

В основе всех функциональных преобразований подсистем организма лежат **два принципа:** принцип мультифункциональности, сформулированный в 1875 г. А. Дорном, и принцип множественного обеспечения биологически важных функций, сформулированный в 1980 г. С. П. Масловым.

Согласно принципу *мультифункциональности* любая подсистема организма выполняет более чем одну функцию. Минимальное число функций — две — вход и выход. Например, ДНК получает информацию от материнской клетки в процессе репликации (вход) и реализует ее в процессе управления дочерней клеткой путем транскрипции (выход). Подобная дифункциональность свойственна лишь очень высоко специализированным структурам, главным образом, на молекулярном уровне. Обычно и входов и выходов больше, то есть структура выполняет более чем две функции. Даже такая высоко специализированная система, как орган слуха позвоночных животных, имеет на входе по меньшей мере три функции: различение частоты звуковых колебаний (тональность звука), различение амплитуды (громкость звука) и направление распространения звуковых волн.

Среди функций, выполняемых данной системой, выделяется одна главная. Редко главных функций бывает две, остальные функции — второстепенны. Главная функция определяет строение органа. Второстепенные выполняются благодаря тому, что строение соответствующее главной функции допускает их выполнение. Например, главная функция человеческой руки — хватание. Этому служат противопоставленность первого пальца, ширина ладони, гибкость фаланг пальцев. Однако, при помощи рук мы можем выполнять массу других действий: плавать, хотя ласты тюленя лучше выполняют эту функцию, ходить на четвереньках, хотя передние конечности других сухопутных мекопитающих гораздо лучше выполняют эту функцию, чесаться и т. д. и т. п.

Мультифункциональность имеет большое и экологическое и эволюционное значение. Чем больше функций выполняет данная система, тем в большем разнообразии экологических ситуаций, она обеспечивает приспособленность организма. Однако, у этого аспекта мультифункциональности есть и оборотная сторона. Специализированные структуры выполняют меньше функций, но зато выполняют главную функцию лучше, чем не специализированные системы. Плавать при помощи ласт, лучше чем при помощи рук.

Эволюционное значение мультифункциональности аналогично экологическому. Поскольку естественный отбор идет по функциям, число функций данной системы определяет число возможных направлений ее эволюции. Мультифункциональность обеспечивает эволюционную пластичность подсистем организма.

**Принцип множественного обеспечения биологически важных функций** означает, что та или иная функция жизненно важная для организма, осуществляется не одной, а несколькими (минимум двумя) морфологически независимыми структурами. Например, терморегуляция у млекопитающих помимо термоизоляции (шерстный покров и подкожный жир) обеспечивается усилением (или ослаблением) окисления АТР, изменениями просвета кожных капилляров, изменениями интенсивности работы сердца, дрожью, усилением или ослаблением испарения в легких, ротовой полости и поверхности кожи (потовые железы есть не у всех млекопитающих). Все эти механизмы могут включаться или выключаться последовательно или параллельно в процессе перегрева или переохлаждения организма, если нарушения температурного оптимума не удается избежать при помощи поведенческих реакций.

Аналогично, у амфибий газообмен осуществляется через три дыхательные поверхности: слизистую рта (около 10 % потребления $O_2$), легкие (от 15 до 50 % потребления $O_2$ и 5—15 % выделения $CO_2$) и кожу (около 40 % потребления $O_2$ и 80—100 % выведения $CO_2$). Такой баланс трех дыхательных поверхностей позволяет амфибиям долго оставаться под водой, используя легкие, как резервуар кислорода и выводя углекислоту через кожу.

Таким образом, множественное обеспечение биологически важных функций поддерживает гомеостаз организма в колеблющихся условиях среды (Маслов, 1980). В то же время множественное обеспечение служит одной из основ эволюционной пластичности целостного организма. При изменении условий существования, ведущих к ослаблению функционального значения данной системы множественного обеспечения, ее компоненты могут редуцироваться или перестраиваться. Так, у хвостатых амфибий семейства Plethodontidae и у некоторых видов из других семейств этого отряда, живущих на суше, но в очень влажной атмосфере редуцировались легкие, а у потомков амфибий — рептилий полностью редуцировалось кожное дыхание.

Поддержание и эволюционной пластичности и гомеостатичности организма в череде поколений очень важно, так как прогрессивная эволюция очень часто приводит к уменьшению мультифункциональности и перестройке систем множественного обеспечения биологически важных функций.

**Интенсификация функций** — ситуация, когда отбор идет по главной функции и морфофункциональная система в ходе филогенеза перестраивается, обеспечивая повышение своей эффективности. Так в ряду позвоночных происходило прогрессивное развитие легких от тонкостенного гладкого мешка, свойственного примитивным хвостатым амфибиям, до альвеолярной структуры легких крокодилов и млекопитающих (рис. 96). Показательно, что у птиц эффективность работы легких еще выше. Благодаря наличию

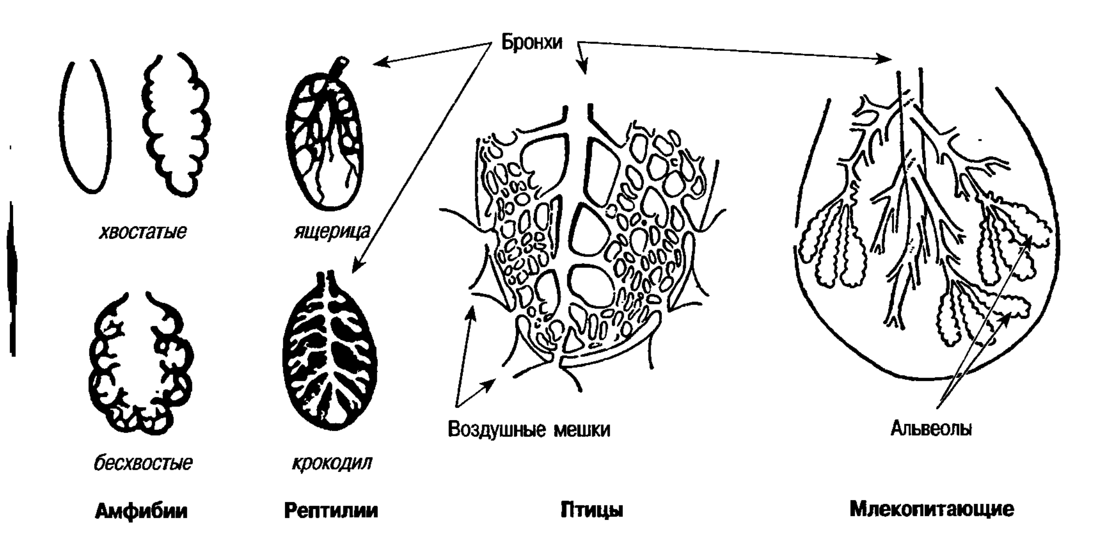



**Рис. 96.** Филогенез легких наземных позвоночных (из Матвеева, 1966)

воздушных мешков, потребление кислорода происходит и при вдохе и при выдохе. Не менее показательно то, что у семейства Pipidae, принадлежащего к бесхвостым амфибиям, но ведущего вторичноводный образ жизни (роды *Pipa, Xenopus, Hymenochirus*) дифференциация легких достигла почти альвеолярного уровня, что обусловлено необходимостью длительного пребывания под водой.

Интенсификация функций прослеживается не только на органном, но и тканевом и на клеточном уровнях организации. Достаточно напомнить об эволюции мышц по пути ускорения сокращения: от эпителиально-мышечных клеток к гладкому мышечному волокну и к поперечно-полосатому мышечному волокну. Достаточно напомнить об утере ядра эритроцитами млекопитающих, что обеспечивает увеличение в них количества гемоглобина.

**Уменьшение числа функций.** Интенсификация функций часто, хотя и не всегда (см. ниже) связана с уменьшением числа функций. Дело в том, что оптимизация структуры для выполнения главной функции сопряжена с утратой второстепенных. Ласты ушастых тюленей еще могут служить им при передвижении по суше. Настоящие тюлени могут пользоваться ластами только для плавания.

Подобное направление эволюции наиболее выражено на тканевом, клеточном и молекулярном уровнях организации. В гомеостатической внутренней среде организма интенсификация функций и связанная с ней специализация клеток, их органелл и молекул почти единственный путь функциональной эволюции. Этим объясняется поразительное постоянство молекулярной организации клеток. Постоянство организации (но не изменчивости), выработанное в течение миллиардов лет эволюции демонстрируют не только нуклеиновые кислоты и белки, участвующие в репликации, транскрипции и трансляции, но и белки осуществляющие эпигенетические процессы метаболизма. Любой член цикла Кребса или гликоксилатного цикла — прекрасный пример дифункциональности, т. е. минимального числа функций биологических систем. Гликоксилатный цикл существует у бактерий, дрожжей, шляпочных грибов, зеленых водорослей, высших растений, нематод, позвоночных. $Na^+$ — $K^+$ атефаза свойственна, повидимому, всем поляризованным клеткам. Число подобных примеров можно увеличивать до бесконечности.

А. М. Уголев (1985) обратил внимание на то, что метаболические процессы внутри клетки представляют собой «блоки», более тесно связанные внутри себя (например, цикл Кребса или белки рибосом), чем с другими такими же блоками клеточного метаболизма. Им же вскрыты два пути, которыми процессы внутриклеточного метаболизма могут перестраиваться вопреки ограничению, накладываемому уменьшением числа функций. Блоки могут подвергаться перекомбинации, обеспечивая другие функции целостного организма, или при изменении условий их функционирования

может происходить смена их функций. Примером первого может служить действие ферментов на уровне целостного организма. Вазопрессин выполняет внутри клетки только одну функцию (выход). Он через посредство ц-АМФ стимулирует аденилатциклазу. На уровне целостного организма вазопрессин повышает кровяное давление, сужая просвет сосудов, регулирует водный баланс и стимулирует долговременную память. Примером второго могут служить нейропаралитические яды змей, например, кобры. Они представляют собой смесь белков высоко гомологичных основной фосфолипазе, ферменту ответственному за передачу нервных импульсов через синапсы нейронов, что и парализует жертву. Основная фосфолипаза найдена в слюне людей. В данном контексте важно, что продукция яда происходит в железах гомологичных слюнным железам других позвоночных, а белки, составляющие яд выделяются во внешнюю среду. Изменение условий функционирования повлекло за собой два результата: усиление продукции белков, составляющих яд, и изменение их структуры.

Уменьшение числа функций приводит к снижению эволюционной пластичности. Нет функции — нет отбора. Поэтому при резких изменениях условий существования таксон может вымереть, не имея возможности приспособиться к новой экологической обстановке. Однако, интенсификация функций не всегда ведет к уменьшению их числа. В ряде случаев интенсификация функций не связана с уменьшением мультифункциональности.

**Полимеризация.** В. А. Догель (1936, 1954), введший этот принцип показал, что увеличение числа гомодинамных (сериально гомологичных органов), таких как сегменты кольчатых червей, фитомеры растений, позвонки или ребра позвоночных животных, очень широко распространенное явление.

Очевидно, что увеличение числа сегментов, например, вторичная сегментация тела пиявок, увеличивает подвижность животного. Судя по эмбриологическим данным, у предков современных ланцетников было 14 пар жаберных щелей. У современных взрослых ланцетников число пар жаберных щелей достигает 150. В результате поверхность газообмена увеличивается на порядок.

Различают первичную и вторичную полимеризацию. При вторичной полимеризации увеличивается число органов уже существовавших у предков. Первичной полимеризацией можно назвать те случаи, когда в ответ на изменение условий среды возникают множественные недифференцированные системы. Например, у амфибий кожа «голая» тонкая, проницаемая для газов и влаги. Однако часть эпидермальных клеток у этих животных не слущивается, а ороговевает, образуя мелкие бляшки, служащие механической, хотя и слабой, защитой при передвижении по суше. Возможно, примерами первичной полимеризации могут служить светочувствительные «глазки» на краях мантии морских гребешков, и глазки Гессе на передней части тела ланцетников.

**Олигомеризация** представляет собой антитезу полимеризации. Она выражается в уменьшении числа сериально гомологичных структур, обусловленную дифференциацией элементов полимерной системы или их редукцией. Процесс олигомеризации и два других принципа функциональной эволюции удобно рассмотреть на примере филогенетических изменений жаберных дуг низших позвоночных. Первично, у предков челюстноротых было 11 пар жаберных дуг, каждая из которых состояла из четырех подвижных скелетных элементов. Верхние причленялись к осевому черепу, а нижние правой и левой стороны и каждой передней и задней дуги объединялись непарными элементами. В процессе возникновения челюстноротых и дальнейшего филогенеза хрящевых рыб эта полимерная система перестраивалась. Две первые жаберные дуги редуцировались. У акул от них остались только маленькие рудименты, так называемые губные хрящи. Третья жаберная дуга преобразовалась в челюстную, утратив два верхних отдела. У девонских рыб, Acanthodia на челюстной дуге еще были функциональные жабры. Четвертая жаберная дуга стала подъязычной. Пятая — одиннадцатая дуги так и остались жаберными. До сих пор существует Heptanchus — примитивная семижаберная акула. У высших акул и всех других рыб жаберных дуг — пять, две задние редуцировались.

Изложенный пример демонстрирует весьма распространенную причину олигомеризации. Полимерная система имеет пространственную протяженность, поэтому ее компоненты оказываются в неодинаковых условиях функционирования. Так, ток воды через жаберные щели, создаваемый сокращениями глоточной мускулатуры сильнее через передние. Поэтому передние жабры и поддерживающие их дуги сохраняются, а задние могут редуцироваться. Однако при редукции задних жабр функция оставшихся должна интенсифицироваться, компенсируя сокращение площади дыхательного эпителия. В этом выражается **принцип компенсации функций,** сформулированный Догелем. Н. Н. Воронцов показал, что этот принцип распространяется не только на компоненты полимерных систем, но и на не полимерные системы. Например, птицы утратили зубы, свойственные их предкам рептилиям. Вместе с редукцией зубов они утратили возможность измельчать жесткую пищу, такую как семена. Однако у птиц компенсаторно развился мускулистый желудок, в который они заглатывают камешки. При помощи этих камешков они перетирают пищу по принципу шаровой мельницы. Нетрудно заметить, что возможность компенсации функций замедляет процесс специализации, сохраняя эволюционную и экологическую пластичность организма как целого.

Возвращаясь к эволюции висцеральных дуг, на примере формирования челюстей, можно проиллюстрировать еще один принцип функциональной эволюции — **принцип смены функций.** И у рыб, и у их предков вода всасывалась через рот при расширении глотки и выталкивалась через жаберные

щели при ее сжатии. Для этого и нужна подвижность скелетных элементов жаберных дуг. Ток воды обеспечивал газообмен, и он же способствовал попаданию в рот пищи. При сжатии глотки складывающиеся жаберные дуги зажимали частицы пищи, не давая им засорять жаберные щели. Потом их можно было проглотить. Таким образом, одной из второстепенных функций передних жаберных дуг была фиксация пищи в ротовой полости. Отбор по этой второстепенной функции, обусловил ее интенсификацию и, тем самым, смену функций: жаберная дуга стала челюстями. Наличие челюстей позволило рыбам схватывать крупную добычу, т. е. стать хищниками. Для этого челюсти должны быть большими и крепкими. Понятно, почему челюстной стала третья жаберная дуга. Она могла разрастаться вперед, увеличивая размеры челюстей за счет редукции передних жаберных дуг. Возможно, у предков челюстноротых были «попытки» превратить в челюсти или первую, или вторую жаберные дуги, однако, палеонтологам такие формы неизвестны.

Не останавливаясь на множестве принципов и типов функциональной эволюции, разрабатываемых биологами с 1875 года, когда А. Дорн сформулировал принципы мультифункциональности и смены функций, надо отметить, что все они не останавливают, а лишь замедляют процесс уменьшения числа функций, т. е. специализации подсистем организма. Существует, по-видимому, всего две ситуации, в которых эволюционная пластичность функциональных систем и организма в целом, может увеличиваться. Это может происходить при расширении функций — возникновении у данной системы новых функций, отсутствовавших у предков, и при возникновении эволюционно новых морфологических структур.

Первый случай был обоснован еще в 1912 г. Л. Плате, как **принцип расширения функций.** В выше приведенном примере эволюции легких у позвоночных животных (рис. 96) следует обратить внимание на то, что возникновение альвеолярной структуры этого органа привело не только к интенсификации газообмена, но и сделало легкие важным органом терморегуляции. Испарение — эндотермический процесс. Испарение с колоссальной поверхности альвеол предохраняет организм от перегрева. Аналогично склеротизация хитиновых покровов насекомых при выходе их на сушу предохраняла, согласно М. С. Гилярову (1970), их от высыхания. Став плотными, они стали наружным скелетом. Причиной расширения функций является неравномерность функциональной нагрузки на данную структуру. Легкие должны обеспечивать газообмен при интенсивной мышечной работе. При учащении дыхания автоматически растет и испарение. Хитиновый панцирь должен предотвращать высыхание при прямой инсоляции и низкой влажности воздуха. Словом, большинство функциональных систем «рассчитано» на экстремальные ситуации. В результате при более или менее оптимальных условиях остается возможность выполнять дополнительные

функции. Возникновение этих функций ведет к дальнейшей интенсификации главной функции и, тем самым, фиксирует расширение функций.

Вторая ситуация, при которой повышается эволюционная пластичность организма, рассмотрена А. Г. Креславским (1977). Он показал, что новые структуры могут возникать в процессе эволюции не в результате естественного отбора, а как побочный коррелятивный результат селекционной эволюции других признаков. Надкрылья жуков представляют собой видоизмененную пару передних крыльев. Они состоят их двух (верхнего и нижнего) слоев плотного хитина, соединенных трабекулами — хитиновыми же перекладинами. Трабекулы — производные жилок крыла. Во время метаморфоза, когда происходит хитинизация надкрыльев, по трабекулам циркулирует гемолимфа. В результате, в тех точках верхнего слоя хитина, где трабекулы взаимодействуют с этим слоем, возникает неравномерность пигментации. Пигменты могут либо накапливаться, либо, наоборот, выноситься гемолимфой из этих точек. В результате возникает первичный недифференцированный рисунок, являющийся побочным результатом хитинизации передней пары крыльев. Однако, этот рисунок может либо маскировать, либо демаскировать насекомое на фоне субстрата. Признак, возникший без функционального значения, приобретает таковое. С этого момента по нему может происходить естественный отбор. Рисунок упорядочивается и становится либо покровительственным, либо предупреждающим, либо сигнальным. Надо добавить, что противники селектогенеза всегда упрекали его сторонников в том, что теория естественного отбора объясняет эволюцию уже существующих признаков, но не объясняет, как возникают новые признаки. Вышеприведенный пример (подробнее см. 9.3) снимает это затруднение селектогенеза.

Принцип множественного обеспечения биологически важных функций, частным случаем которого являются полимерные системы, лежит в основе **субституции** (филогенетического замещения органов). Это явление широко распространено. Достаточно напомнить о замещении хорды позвоночником в филогенезе рыб, о замещении зубов роговым клювом у птиц и у черепах, о замещении фотосинтезирующей функции листьев этой функцией стебля у кактусов. Во всех этих случаях редукция одного компонента системы сопровождается интенсификацией той же функции у другой системы. Позвоночник берет на себя функцию хорды.

Другим принципом функциональной эволюции, основанным на множественном обеспечении, является **субституция функций**. Например, у китообразных и настоящих тюленей теплоизолирующая функция меха заменена той же функцией подкожного жира. У змей функция локомоции, выполнявшаяся у их предков парными конечностями, выполняется движением ребер, управляющих брюшными роговыми щитками и боковыми изгибами тела.

Вышеизложенные принципы и типы филогенетических изменений органов в связи с их функцией охватывают приблизительно 30 %, выделенных разными авторами, аспектов функциональной эволюции. Макроморфологический уровень изучен в этом отношении несравненно лучше, чем клеточный и молекулярный уровни. На макроморфологическлом уровне постепенно выясняется, что любые функциональные преобразования органов, во-первых, нельзя описать одним каким-либо принципом функциональной эволюции (примером тому может служить эволюция жаберного аппарата). Во-вторых, каждое функциональное изменение вовлекает в этот процесс не только рецептор или эффектор, по функции которого идет естественный отбор, но и всю систему, обеспечивающую выполнение данной функции, а при эволюции систем множественного обеспечения — целый комплекс функциональных систем. Однако во всех случаях функциональная эволюция на филогенетических временах (единицы — сотни миллионов лет) — это всегда компромисс между оптимизацией выполнения данной функции и сохранением достаточной пластичности организации, позволяющей приспосабливаться к изменениям условий среды. В гл. 11 и 12 будет показано, что специализация часто является причиной биологического регресса и вымирания надвидовых таксонов.

## 10.3. Координации (филетические корреляции)

Организм — целостная система. Его интегрированность выше, чем интегрированность надорганизменных систем — популяций и биоценозов. К сожалению ввести количественную меру интегрированности до сих пор не удалось. Приходится опираться на интуитивные оценки, основанные на соображении, которое еще в первой половине XIX в. высказал великий русский эмбриолог К. М. фон Бэр: целостность организма тем выше, чем сильнее он дифференцирован. Дифференцированность организма возрастает в ходе филогенеза. Один из современников Дарвина, Милн Эдвардс сформулировал правило, согласно которому в процессе прогрессивной эволюции организмы дифференцируются, а их части специализируются.

Подсистемы организма более или менее автономны, т. е. частично независимы друг от друга. Это, в частности, выражается в их морфологической обособленности, которая прослеживается от органелл внутри клетки до органов и систем органов многоклеточного организма. Эта автономность позволяет рассматривать принципы и типы функциональной эволюции. Однако, поскольку подсистемы организмов связаны в единое целое, необходимо рассмотреть и связи между ними. Эти связи не исчерпываются функциональными взаимодействиями. Их описывает раздел теории филогенеза, называемый теорией координаций или филетических корреляций (в отличие от онтогенетических корреляций).

Различают три основные типа координаций, т. е. взаимосвязанных филогенетических изменений подсистем организма: биологические, обусловленные экологическими условиями существования организма, топографические, обусловленные пространственными соотношениями, «упаковкой» органов, и динамические — функциональные связи подсистем.

Примером **биологических координаций** может служить укорочение передних конечностей и увеличение хвоста при переходе к двуногому передвижению. У двуногих динозавров, кенгуру, тушканчиков передние ноги, утратив функцию локомоции уменьшаются, а хвост, служащий противовесом центру тяжести тела, несколько смещенному вперед, относительно опоры на грунт — удлиняется или утолщается (жирнохвостые тушканчики). По-видимому, только австралопитеки, изначально не имевшие хвоста, перешли не просто к двуногой локомоции, а к прямохождению, что позволило нашим предкам сохранить руки и стать людьми.

Другим примером биологической координации может служить удлинение ног, шеи и клюва у цапель, аистов, журавлей и ряда куликов. Добывание пищи на мелководье или в высокой траве требуют удлинения ног, а чтобы достать добычу не приседая, нужны длинные шея и клюв. У фламинго, фильтрующих мелкую добычу, клюв остался коротким при длинной шее. У птицы-секретаря *Sagittarius serpentarius*, по-видимому, единственного представителя дневных хищников, охотящегося пешком и имеющего длинные ноги, шея и клюв остались короткими. Этот специализированный охотник на змей и ящериц должен «кусать», а не клевать, извивающуюся жертву, придавленную ногами.

Приведенные координации и исключения из них свидетельствуют не только о том, что экологические условия определяют взаимосвязанные изменения частей тела, но и о том, что биологические координации не очень прочны. Изменение соотношения организации и среды приводит к тому, что координация либо не возникает, либо утрачивается. В то же время, до тех пор пока она существует, она определяет направление эволюции каждого из координированных органов, т. е. ограничивает число потенциально возможных направлений эволюции мультифункциональной системы.

**Топографические координации** — пространственные связи между частями организма определяются в конечном счете планом строения, т. е. онтогенетическими корреляциями общего значения, которые еще в начале онтогенеза определяют пространственное расположение основных органов. Так, у большинства наземных позвоночных легкие билатерально симметричны. У амниот, обладающих разрежающим насосом легочного дыхания наружная форма легких соответствует форме грудной полости. Однако у змей в связи с тем, что тело стало длинным и тонким билатеральность легких нарушена. Одно легкое располагается позади другого. Плавательный пузырь костистых рыб располагается всегда над пищеварительной системой,

между ней и позвоночником, ближе к центру тяжести рыбы, что облегчает сохранение рыбой положения брюхом вниз. Однако, эта координация несовершенна. Мощная спинная мускулатура находится выше плавательного пузыря. Мертвая рыба плавает брюхом вверх. Показательно, что эта координация эволюировала в процессе формирования костных рыб. Шмальгаузен (1964) показал, что плавательный пузырь высших рыб гомологичен правому легкому примитивных костных рыб. Парные легкие позвоночных возникли как вентральные выросты задних (пятых) жаберных щелей. Это положение, как и связь через гортань с дном глотки, сохранились у всех наземных позвоночных и у двоякодышащих рыб. Однако, в таком положении легкие были еще ниже центра тяжести. Поэтому они перемещались вокруг пищеварительного тракта ближе к спине. Левое легкое, смещавшееся впереди правого, оказалось зажатым между стенкой брюшной полости и правым легким. Оно редуцировалось, а правое стало гидростатическим органом.

Приведенные примеры демонстрируют, во-первых, относительную лабильность топографических координаций. У большинства амниот билатеральность легких сохраняется, а у змей нарушается. Во-вторых, то что координации эволюционируют, что видно и на примере легких змей, и на примере легких рыб. В-третьих, что довольно трудно разграничить биологические координации (рыба должна плавать спиной вверх), топографические координации (дорзальное положение плавательного пузыря) и динамические — функциональные координации — плавательный пузырь — гидростатический орган, обеспечивающий нулевую плавучесть тела рыбы при данном давлении (на данной глубине). Акулы, не имеющие плавательного пузыря и лишь частично компенсирующие его отсутствие жировыми телами, вынуждены всегда плыть, чтобы не утонуть. Масса их тела больше архимедовой силы.

**Динамические координации** наиболее сложны и многообразны. Примеры их многочисленны. Собственно любую функциональную связь подсистем организма надо рассматривать как динамическую координацию. Например, известна связь уровня сложности ассоциативных центров мозга: коры больших полушарий у млекопитающих и полосатых тел у птиц с уровнем снабжения мозга артериальной кровью. У рептилий, за исключением крокодилов (см. ниже), благодаря неполному разделению желудочков сердца и, тем самым, неполному разделению малого и большого кругов кровообращения, в мозг, как и в другие части тела поступает смешанная артериально-венозная кровь. Высшие отделы центральной нервной системы развиты у них слабо. У гомойотермных животных с полным разделением малого и большого кругов кровообращения мозг снабжается артериальной кровью. Это и обеспечило увеличение относительного объема их головного мозга, прежде всего, за счет высших ассоциативных его отделов.

Более простым, и потому лучше изученным примером динамической координации может служить степень развития жевательной мускулатуры и гребней черепа у млекопитающих. У хищных нижняя челюсть совершает, главным образом, вертикальные движения, обеспечивающие резание или раздавливание добычи, разгрызание костей и т. п. Этому соответствует форма челюстного сустава, слабое развитие крыловидных мышц и ямок на черепе для их прикрепления, зато сильно развиты мышцы, приводящие нижнюю челюсть, m. masseter и m. temporalis, соответственно увеличены гребни костей крыши черепа и скуловые дуги. Особенно развиты височные мышцы, разрастающиеся вверх до сагиттального гребня черепа, причем, чем мощнее челюсти, тем выше этот гребень. У копытных развиты горизонтальные движения нижней челюсти, обеспечивающие перетирание растительной пищи. Суставная ямка длинная и уплощенная. Сильно развиты крыловидные мышцы.

Многие системы динамических координаций какой-либо своей частью непосредственно связаны с внешней средой. Таковы, например, пищеварительная система, системы анализаторов — слуховая, зрительная, осязательная, опорно-двигательная система и др. В то же время, другие компоненты таких систем связаны с внешней средой лишь опосредованно. Первичные и вторичные центры мозга — компоненты слухового анализатора воспринимают нервные импульсы, а не звуковые колебания воздуха. Этот факт привел к двум на первый взгляд противоречивым подходам к анализу координационных систем. Морфологи пытались различать эктосоматические и энтосоматические органы (термины А. Н. Северцова, 1939) или органы внешней и внутренней среды (термины Захваткина, 1953). Физиолог Анохин (1968) предложил рассматривать рефлекторную дугу, как авторегуляторный цикл, замкнутый через компоненты внешней среды, где прямая связь осуществляется органами — эффекторами, обратная — рецепторами, а управляющим блоком является центральная нервная система. Нетрудно заметить, что в схеме Анохина есть такое же деление на подсистемы непосредственно и опосредованно взаимодействующие с окружающей средой. Смысл подобного подхода состоит в том, что эктосоматические органы меняются под непосредственным действием естественного отбора, а энтосоматические — эволюционируют в результате коррелятивных связей с эктосоматическими.

Однако, во многих случаях подобное деление затруднительно. Например у рыб, амфибий и рептилий в желудок часто поступает еще живая добыча. У жвачных парнокопытных переработка целлюлозы с помощью симбиотической микрофлоры происходит в сложном желудке, а у лошадей — в слепой кишке. Многочисленными исследованиями показано, что весь пищеварительный тракт растительноядных млекопитающих от ротовой полости до толстой кишки включительно, очень точно приспособлен к тому типу

растительности, которой они питаются. Какие части тракта считать экто-, а какие энтосоматическими, сказать трудно. Поэтому энтосоматическими, в строгом смысле, видимо, следует считать лишь интегрирующие системы организма: нервную, гормональную, кровеносную и лимфатическую, а у растений — гормональную и транспортную.

Вместе с тем, взаимосвязанность, координированность перестроек звеньев динамических координаций в ответ на отбор по функции любого из этих звеньев очевидна. Изменение состава и (или) степени переработки пищи в ротовой полости и желудке приводит к изменению количества и состава желчи, транспорта нутриентов через стенку кишечника в кровь и многим другим изменениям физиологии пищеварения. Другим важным аспектом динамических координаций является сложность их организации. Эти системы не линейная последовательность звеньев цепи, а сложно ветвящиеся системы, часто организованные иерархически. Для того чтобы проиллюстрировать первое, достаточно напомнить о том, что пищеварительная система функционально связана с кровеносной, с печенью и другими органами, а гормоны продуцируют не только лангрегансовы островки поджелудочной железы, но и клетки кишечного эпителия.

Иерархическая организация динамических координаций отчетливо проявляется в системах типа анализаторов. Зрительные, слуховые и другие центры коры головного мозга получают информацию не только от соответствующих органов чувств, но и от других отделов мозга. Это позволяет точно анализировать поступающую информацию. С эволюционной точки зрения это означает, что координации с иерархической организацией могут перестраиваться не только от периферии к центру, но и от центра к периферии. Изменение организации высших ассоциативных центров мозга, вызванное другими их функциями, может стимулировать изменение первичных центров. Так, у спаниелей нейронные поля высших ассоциативных центров обоняния развиты сильнее, чем, например, у ротвейлеров. Поэтому спаниелей широко применяют для обнаружения наркотиков и в службе спасения.

Считается, что динамические координации прочнее биологических и топографических. Связи между звеньями координационной системы прочнее, чем между звеньями разных систем. **Это обусловливает автономность их эволюции, выражающуюся в явлении гетеробатмии (Тахтаджан, 1966) — разноуровневости организации особей данного таксона.** В англоязычной литературе это явление называют мозаичностью эволюции. Если на звенья данной координации действует, главным образом, стабилизирующий отбор, темпы ее эволюции оказываются более медленными, чем другой системы, адаптирующейся к изменившимся условиям под действием движущего отбора. Например, у археоптерикса челюстные кости несли зубы, на крыльях еще сохранялись свободные пальцы с когтями. Вместе с тем эта птица была покрыта перьями и могла летать. Долгое время счи-

талось, что длинный, как у рептилий хвост археоптерикса, состоявший из многих позвонков, но одетый двумя рядами крупных перьев, также примитивный признак, подчеркивающий гетеробатмию этой формы. Однако теперь выяснилось, что археоптерикс принадлежит к вымершему таксону Enantiomorpha — длиннохвостых птиц, эволюировавшему параллельно с Ornithura — короткохвостыми настоящими птицами.

Тахтаджан (1966) показал, что на ранних этапах филогенеза таксона, когда он адаптируется к новой среде обитания, гетеробатмия усиливается, так как системы, обеспечивающие адаптацию к новым условиям, эволюционируют быстро, а системы, сохраняющие свое адаптивное значение — медленно. Эта автономность эволюции подсистем организма снижает его интегрированность, но повышает пластичность организации. По мере эволюции в новых условиях гетеробатмия постепенно утрачивается, так как постепенно темпы эволюции продвинутых систем замедляются, а отставшие системы адаптируются к измененным условиям своего функционирования.

Поскольку родственные таксоны в процессе дивергенции приспосабливаются к разным условиям существования, гетеробатмия у них развивается неодинаково. Это часто приводит к перекресту специализации. Признаки примитивные у одного таксона у другого оказываются эволюционно продвинутыми и наоборот. Например, бесхвостые амфибии передвигаются прыжками. Чем прочнее конечности и их пояса, связанные с позвоночником, тем лучше. Таз опирается на крестцовый позвонок, а передние конечности на грудину и лопатку. У ряда палеарктических семейств, таких как жерлянки Discoglossidae, чесночницы Pelobatidae, квакши Hylidae и части жаб Bufonidae грудные кости правой и левой стороны несросшиеся — примитивный признак, но отростки крестцового позвонка расширены — продвинутый признак. Напротив, у лягушек Ranidae, части жаб и ряда тропических семейств грудина сросшаяся, а крестцовый позвонок несет тонкие цилиндрические поперечные отростки. Л. П. Татаринов (1976) отметил, что примитивные тероморфные рептилии фтинозухии по строению неба сопоставимы с горгонопсами, по строению базиптеригоидного сочленения — с дейноцефалами, по строению нижней челюсти — со скалопозаврами и офиакодонтами, то есть с разными таксонами рептилий. Нетрудно заметить насколько перекрест специализации затрудняет реконструкцию филогенеза.

Поскольку связи внутри координационной системы прочнее, чем между системами, каждая такая система эволюционирует как единое целое. Если же этого не происходит, возникает дискоординация, снижающая приспособленность, часто имеющая значение эволюционного запрета, при котором система становится не способной к дальнейшей прогрессивной эволюции. Одним из наиболее известных примеров подобного запрета служит кровеносная система крокодилов (рис. 97). У ящериц и змей сердце трехкамерное, перегородка между желудочками неполная и сохраняются обе дуги аор-

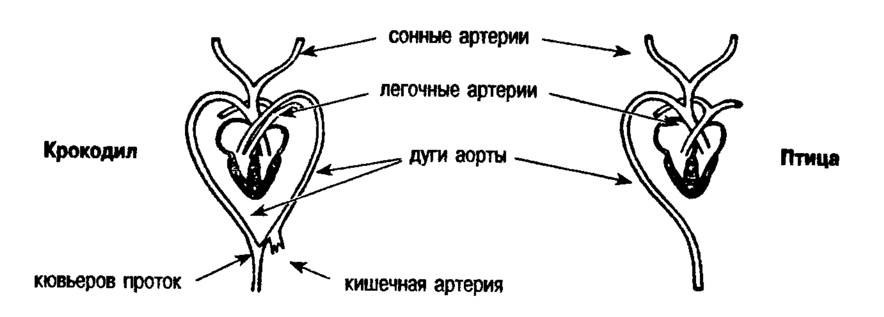



**Рис. 97.** Сердце и дуги аорты у крокодила и птиц (из Шмальгаузена, 1969)

ты, сливающиеся под позвоночником и несущие по всему телу смешанную кровь. У птиц и млекопитающих сердце четырехкамерное и сохранилась лишь одна дуга аорты, у птиц — левая, у млекопитающих — правая. В результате все тело снабжается богатой кислородом артериальной кровью. У крокодилов сердце четырехкамерное, но сохранились обе дуги аорты, одна из которых несет артериальную кровь, а другая — венозную. Произошла дискоординация. В результате мозг снабжается артериальной кровью, скелетная мускулатура — смешанной, благодаря анастамозу между дугами, а внутренние органы — венозной. Крокодилы, несмотря на четырехкамерность сердца, не могут стать гомойотерными животными. Не случайно их распространение ограничено тропиками.

Из вышесказанного следует, что координации являются фактором, интегрирующим организм в ходе филогенеза. Шмальгаузен (1969) подчеркнул, что самой общей динамической координацией является метаболизм. Связность звеньев координационной системы ускоряет эволюцию. Изменения в одном звене вызывают перестройку всей системы. В то же время координации накладывают жесткие ограничения на число возможных направлений эволюции своих звеньев, определяемые степенью их мультифункциональности. При переходе от передвижения с помощью конечностей, свойственного ящерицам, к ползанию при помощи изгибов тела, как у безногих ящериц и змей, число позвонков может только увеличиваться, но не уменьшаться. В крайнем выражении это ограничение становится эволюционным запретом, тогда как автономность координационных систем поддерживает пластичность организации.

В заключение следует отметить, что эволюция координаций представляет собой следствие эволюционной перестройки онтогенетических корреляций. Отбор идет по функциям, но как показано выше, непосредственным результатом его действия на организм, является эволюция онтогенеза. Если бы морфогенез не перестраивался под действием отбора, не происходили бы и координированные изменения подсистем организма.

## Глава 11

# ФИЛОГЕНЕЗ ТАКСОНОВ

Для анализа закономерностей филогенеза, кроме вышеизложенного вопроса о роли организации особи в определении направления и темпов эволюции, важен вопрос о среде, в которой происходит эволюция таксонов и которая влияет на направление преобразований составляющих его особей. В процессе микроэволюции направление отбора определяется направлением изменений окружающей среды, т. е. условий борьбы за существование, и тем спектром наследственных уклонений, который в данный момент имеется в популяции и может подвергаться отбору в данных условиях. Необходимо подчеркнуть, что экологическая ниша — это не только условия обитания вида, но и среда, где действует отбор, т. е. среда, где протекает эволюция вида. На длительных (макроэволюционных) периодах эволюции процесс смены ниши определяется организацией особей вида и условиями среды, а их взаимодействие обусловливает дальнейшую перестройку организации, т. е. направление филогенеза.

## 11.1. Адаптивная зона

Эти представления послужили Дж. Симпсону (1948) основой для создания концепции адаптивной зоны. Под адаптивной зоной он понимал комплекс условий внешней среды, где протекает эволюция данного таксона, и которые определяют направление его эволюции. Таким образом, Дж. Симпсон включил еще одну переменную в понятие экологической ниши — время, показав, что как экологическая ниша характеризуется по занимающему ее виду, так и адаптивную зону можно характеризовать эволюционирующим в ней таксоном.

Примером адаптивной зоны может служить среда обитания и, тем самым, среда эволюции любого надвидового таксона, причем, чем выше ранг этого таксона, тем менее четко могут быть выделены те ограничения, которые накладывают условия существования в его адаптивной зоне на эволюцию этого таксона. Так, адаптивная зона наземных хищных млекопитающих Carnivora Fissipedia определяется, главным образом тем, что эти животные занимают в экосистемах положение консументов II и III порядков. Однако, поскольку многие хищные млекопитающие отнюдь не брезгуют растительной пищей, можно говорить о том, что для них основным является трофический уровень второго порядка, а уровни первого и третьего

порядка — дополнительными. Эта очень нечеткая характеристика адаптивной зоны тем не менее определяет весь комплекс морфофизиологических особенностей, позволяющих отнести к этому отряду любой входящий в него вид, от выдры, ведущей полуводный образ жизни, до куницы ведущей преимущественно древесный образ жизни. Строение зубной и пищеварительной систем, системы локомоции, развитие мозга и органов чувств — все подчинено задаче добывания животной пищи. Тому же подчинена и динамика численности популяций. Хищников не может быть больше, чем их жертв. В противном случае не будут оправдываться энергетические затраты на добывание корма. В рамках ограничений, накладываемых адаптивной зоной, сформировалось все разнообразие видов современных наземных хищных млекопитающих.

Таким образом границы этой зоны определяются, с одной стороны, организацией хищных, т. е. их приспособлению к добыванию пищи, а с другой — соседней адаптивной зоной консументов перового порядка — травоядных млекопитающих. В результате любая группа хищников, если бы их эволюция пошла в сторону травоядности, оказалась бы в худшем положении, чем, например, копытные, уже приспособившиеся к своей адаптивной зоне, т. е. эвоюция хищных в сторону травоядности затруднена, если вообще возможна. Таким образом, границы адаптивной зоны вполне реальны.

Необходимо подчеркнуть, что понятие адаптивной зоны подразумевает не только эволюцию данного таксона, определяемую средой его обитания, но и ограничения, затрудняющие изменения направления эволюции. Сама организация таксона, эволюционирующего в данной адаптивной зоне, определяет наличие границ этой зоны. Рассмотрим гипотетический пример животных, адаптированных к жизни в пещерах. Понятно, что направление эволюции на адаптацию к жизни вне пещер подразумевает резкую перестройку организации пещерного вида; это более сложно, а потому менее вероятно, чем дальнейшее приспособление к жизни в пещерах. Если бы все же условия эволюции в пещерах стимулировали адаптацию вида к жизни вне пещер, он оказался бы в тяжелом положении, поскольку для такой адаптации потребовалась бы глубокая перестройка организации, обеспечивающая не только приспособления к жизни на поверхности земли, но и возможность выдержать конкуренцию с видами, эволюционировавшими вне пещер. Иными словами, границы адаптивной зоны определяются организацией (и экологией) данного таксона и таксонов, эволюционирующих в соседних адаптивных зонах. Поэтому при дивергенции какого-либо таксона чаще наблюдается дробление его адаптивной зоны, а не выход в новую зону. Например, среди хищных сухопутных млекопитающих собачьи (Canidae) ловят добычу загоном. Соседние адаптивные зоны заняты кошками (Felidae), подстерегающими добычу, куньими (Mustellidae), пере-

шедшими на питание мелкой добычей и т. д. Понятно, что собачьи не выдержали бы конкуренции с кошками, если бы их эволюция пошла в том же направлении. В то же время каждую из указанных подзон можно дробить и дальше: волки часто охотятся загоном на крупную добычу, лисы же (как и волки) обыскивают большие территории в поисках мелкой добычи, но не загоняют ее. Продолжая дробление, мы придем к видовой экологической нише. Таким образом, адаптивная зона характеризуется эволюционирующим в ней таксоном, а зоны таксонов более высокого таксономического ранга подразделяются на подзоны подчиненных систематических групп. Дж. Симпсон схематически изобразил адаптивную зону в виде коридора, в котором протекает филогенез данной группы (рис. 98). Важно то, что адаптивная зона действительно существует и границы ее реальны, хотя, естественно, подвижны и не непреодолимы.

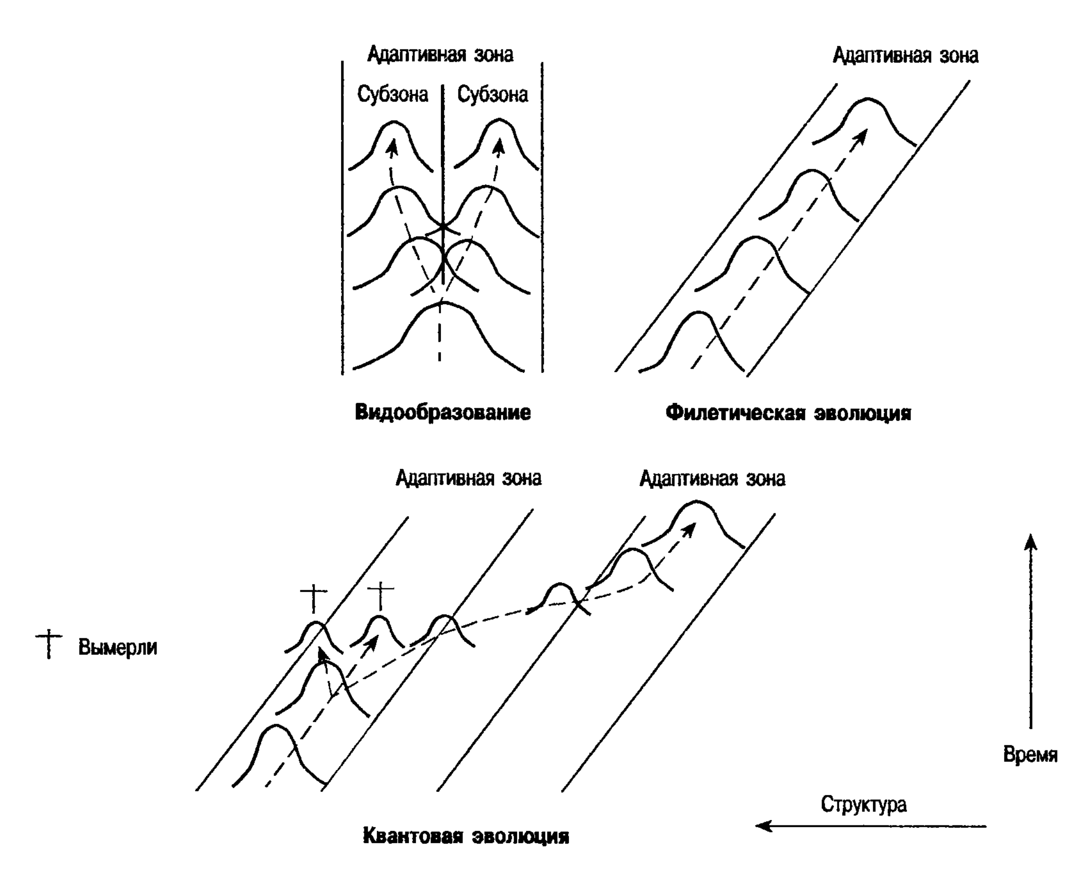



**Рис. 98.** Схематическое изображение характерных особенностей трех главных форм эволюции (из Симпсона, 1948)

Из всего сказанного следует: возникновение нового таксона надвидового ранга, как правило, результат освоения новой адаптивной зоны, достаточно широкой, чтобы в ней могла идти дивергенция. Однако вселение в новую зону непосредственно не приводит к появлению таксона высшего ранга. В новой адаптивной зоне оказывается исходный для данного таксона вид, поэтому наиболее существенно выяснить, какой вид может настолько резко измениться, чтобы суметь занять эту зону.

Освоению новой адаптивой зоны способствует то, что таксон эволюционирующий в направлении этой зоны (рис. 98), неизбежно попадает в промежеточные между обеими зонами условия среды. В этих условиях вырабатываются адаптации, подготавливающие таксон к существованию в новой зоне. Подобные приспособления Дж. Симпсон (1948) называл предадаптациями, а И. И. Шмальгаузен (1964) — организационными предпосылками освоения новых сред. Например, хищные клопы рода Chiloxanthus — типичные обитатели тундры — в таежной зоне связаны с илистыми или песчаными отмелями по берегам водоемов. В тундре же эти насекомые приурочены не только к берегам, но и к водоразделам, где живут на лишенных растительности участках, например, торфяных буграх. Существовать в условиях короткого полярного лета двум тундровым видам этого рода — Ch. pilosus и Ch. stellatus — позволяет то, что они могут переносить зимовку на любой стадии своего жизненного цикла (Чернов, 1984).

Итак, можно сказать, что в новую адаптивную зону попадает такой исходный вид, организация которого была настолько пластичной, что смогла подвергнуться необходимой для этого перехода перестройке.

## 11.2. Дивергенция

По определению дивергенция — это возникновение различий на основе одной и той же организации. На рис. 99 схематически изображена дивергенция органов. Признаки f, g, c, d, e можно рассматривать как новые

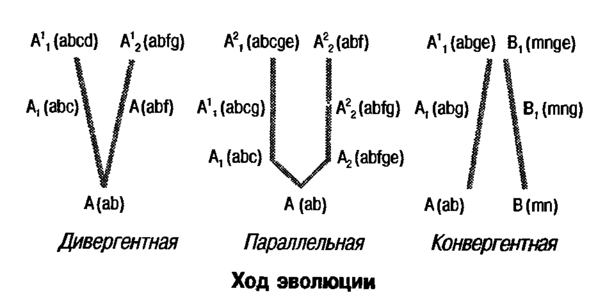



**Рис. 99.** Схематическое изображение дивергентной, параллельной и конвергентной эволюции (по Шмальгаузену, 1969)

филэмбриогенезы, обеспечивающие адаптивную перестройку организации, или как любой из принципов и типов функциональных изменений.

Причины дивергенции на начальных ее этапах — расхождение по разным экологическим нишам и межвидовая конкуренция. В результате конкуренции двух экологически близких групп в каждой из них преимущество получают особи, максимально отличающиеся от особей другой группы. Поэтому дивергенция продолжается, как минимум, до тех пор, пока не прекращается конкуренция.

Если два вида расходятся по разным экологическим нишам, они перестают конкурировать. Это, однако, не исключает прекращения дивергенции филумов, так как возникающие в процессе филогенеза новые виды могут снова придти в конкурирующие отношения, что вызовет либо дальнейшую дивергенцию, либо вытеснение одного вида другим. В процессе конкуренции будет происходить постепенное образование границ адаптивных зон таксонов, и дивергенция прекратится только с установлением этих границ. Если дочерний филум оказывается в адаптивной зоне, резко отличающейся от исходной, дивергенция продолжается и различия между дивергирующими таксонами нарастают. Например, тюлени произошли от эволюционирующих на суше наземных хищных в результате приспособления к водной среде. Их адаптивная зона иная, чем у наземных хищных, и в данном случае (при продолжении адаптации к водной жизни) дивергенция прекратилась лишь с освоением водной среды обитания. Однако тюлени едва ли смогут стать пелагическими хищниками и перейти к размножению в воде. Эта адаптивная зона уже занята зубатыми китами. Как бы далеко ни дивергировали таксоны, этот процесс неизбежно прекращается потому, что либо перестает действовать конкуренция между таксонами, либо уклоняющаяся группа не может изменяться дальше, натолкнувшись на уже занятую адаптивную зону.

При возникновении больших таксонов, видимо, не наблюдается дивергенция в том смысле, как она была изображена на рис. 99, т. е. расхождения исходного таксона на две дочерние линии эволюции. Согласно дарвиновской схеме дивергенции на основе исходного таксона, как правило, возникает веер дочерних форм, из которых выживают две крайние, а промежуточные вымирают в результате конкуренции между близкими формами. На самом деле так происходит далеко не всегда. Возникновении важных адаптаций типа ароморфозов (гл. 12), позволяет таксону освоить новую адаптивную зону или расширить исходную. Освоение новой зоны сопровождается процессом, названным американским палеонтологом Г. Осборном (1929) адаптивной радиацией. Таксон, занявший новую адаптивную зону, выходит из конкуренции с ближайшими родственниками, и начинается эволюция внутри этой зоны. Межгрупповая конкуренция внутри данного таксона приводит к дивергенции, которая продолжается до тех пор, пока вся адаптивная

зона не будет занята. В результате дивергенции в данной адаптивной зоне возникает веер новых филумов, границы адаптивных зон которых определяются, главным образом, конкуренцией между ними. Однако, исходная организация, перестройка которой ограничена координационными системами, не может меняться любым образом, что ставит пределы широте адаптивной радиации и степени дивергенции, а в результате ускоряет формирование границ адаптивных зон каждого из направлений адаптивной радиации.

## 11.3. Параллельная эволюция

После дробления адаптивной зоны, когда дивергенция прекращается и каждый филум адаптируется к условиям своей зоны, наступает период параллельной эволюции. По определению параллелизм — это возникновение сходных признаков на общей организационной основе. На рис. 99 приведена схема, в которой это изображено следующим образом: после периода дивергенции (признаки f, c) параллельно и независимо возникают признаки g, e, одинаковые для обоих филумов. Параллельная эволюция происходит на общей, унаследованной от предков, организационной основе в сходных условиях обитания. Соседние параллельные адаптивные зоны — это части адаптивной зоны предков, поделенной между дочерними таксонами в процессе их дивергенции. Следовательно, границы зон после их формирования оказываются достаточно жесткими: равноприспособленные группы не могут вытеснять друг друга и вновь расширять свою адаптивную зону. В результате каждая группа эволюционирует в своей адаптивной зоне, перестраиваясь по мере изменения среды, доказательством чего служат прослеживаемые в течение миллионов лет филогенетические ряды постепенного преобразования форм данного таксона.

В этом случае общность исходной организации таксонов и сходная среда их существования накладывают глубокий отпечаток на эволюцию каждого филума. При параллельной эволюции степень сходства не отражает степени родства. Родство может в этом случае быть очень далеким, а сходство форм — высоким, что сильно затрудняет реконструкцию филогенезов конкретных групп. Эта трудность усугубляется еще и тем, что параллелизмы часто затрагивают важнейшие черты организации. Например, в конце силура из состава костных рыб выделились две самостоятельные группы — двоякодышащие и кистеперые, оказавшиеся в сходной среде обитания: мелких теплых, бедных кислородом, пресных водоемах. В результате у двоякодышащих и кистеперых рыб сохранились унаследованные от общего предка легкие, которые, однако, эволюционировали в этих двух группах независимо и параллельно. Сохранение легких в обеих группах повлекло за собой

развитие малого круга кровообращения и образование трехкамерного сердца, вполне гомологичных, но возникших независимо. Амфицельные (двояковогнутые) позвонки независимо и параллельно возникли в двух группах рыб — у костных ганоидов, у двоякодышащих, и у амфибий. Костные панцири также дважды появлялись в эволюции — у бесчелюстных и у примитивных хрящевых рыб.

Чем больше сходство среды при параллельной эволюции, тем глубже параллелизм. Один из наиболее наглядных тому примеров — закон параллельных рядов эволюции тканей (Заварзин, 1941). Ткани служат основой всех морфологических структур, но одна и та же ткань может использоваться для построения разных органов. Кроме того, ткани внутренней среды (по терминологии Заварзина), например кровь и соединительная ткань, опосредованно связаны с внешней средой. Также опосредована связь со средой мышечной и нервной тканей. Лишь эпителии имеют непосредственный контакт с окружающим миром. Стабильность внутренней среды организма обусловила глубочайшие параллелизмы эволюции тканей. Дифференциация тканей произошла у животных до разделения вторично- и первичноротых, при выделении трех зародышевых листков: эктодермы, энтодермы и мезодермы. В дальнейшем тканевая эволюция шла параллельно в обеих ветвях многоклеточных.

В «Очерках по эволюционной гистологии нервной ткани» А. А. Заварзин (1941) провел сравнение эволюции брюшной нервной цепочки первичноротых и спинного мозга хордовых. Обе структуры можно рассматривать как гомологичные ткани, но не гомологичные органы. Первый этап параллельной эволюции нервной ткани характеризуется: диффузностью и поливалентностью нейронов, диффузностью их синапсов, неразграниченностью ассоциативных элементов, наличием перимедуллярного сплетения. Зональность мозга наблюдается лишь в области вхождения моторных корешков. Эти примитивные черты присущи нервной ткани многощетинковых червей (Nephthys) и личинкам круглоротых (пескоройке), филогенетическое родство которых настолько отдаленное, что достоверно не прослеживается: существует несколько теорий происхождения вторичноротых вообще и хордовых в частности. В дальнейшем в обоих рядах (первично- и вторичноротых) одинаково происходят редукция перимедуллярного сплетения, дифференцировка сенсорномоторных синапсов, выделение моторной и сенсорной зон. Все эти свойства характерны, например, для олигохет и акуловых рыб. И наконец, А. А. Заварзин пишет: «Насекомых следует сравнивать по дифференцированности аппарата туловищного мозга только с высшими млекопитающими и человеком, несмотря на то, что у них (насекомых) нет аппарата, аналогичного пирамидным путям». Параллельное прогрессивное развитие нервной ткани, а также параллелизмы, доказанные для эволюции опорной ткани и мышечной ткани, вполне объяснимы с точки

зрения принципа интенсификации функций: совершенствование действия без смены функций, например, переход от гладкой мышечной клетки к поперечно исчерченной.

О параллелизмах на молекулярном уровне свидетельствуют многочисленные работы по нуклеотидному составу ДНК, показавшие, что в большинстве ветвей растительного и животного царств, при сравнении высших форм с низшими является замена ГЦ-типа ДНК на АТ-тип.

Таким образом, параллелизмы наблюдаются на всех уровнях организации: на основе общего строения в сходных условиях среды должны вырабатываться сходные адаптации. Параллелизмы развиваются не обязательно одновременно. Часто наблюдаются случаи, когда сходные приспособления возникают в одной группе раньше, чем в другой. В таких случаях охотно говорят о «филогенетическом предварении», о «пророческих группах» и тому подобных явлениях. Эти факты иногда используются для обоснования автогенетических теорий эволюции). Подобные взгляды были распространены среди палеонтологов.

Объяснение неодновременности возникновения в эволюции гомологичных систем с позиций селектогенеза лучше начать с примера. Отряд Litopterna — травоядных млекопитающих, однопалых так же как лошади, существовал с верхнего палеоцена до плейстоцена. Эволюция лошадей началась несколько позже — в конце эоцена, но они живут и сейчас, а Litopterna вымерли. Этот пример интересен тем, что объясняет, во-первых, один из случаев вымирания таксона, во-вторых причины филогенетического предварения, в-третьих, саму возможность такого предварения.

На рис. 100 показано соотношение редуцирующихся пальцев и III пальца у лошадей и у Litopterna. У лошадей редукция боковых пальцев сопро-

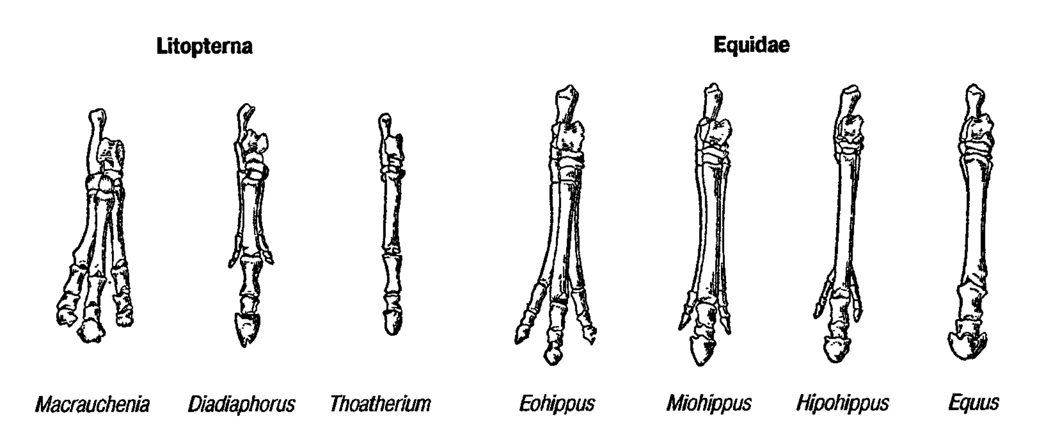



**Рис. 100.** Эволюция от трехпалой к однопалой конечности в ряду литоптерн и лошадиных (из Шмальгаузена, 1969)

вождалась прогрессивным развитием III пальца, причем усиление этого пальца гармонировало и с общим увеличением размеров тела, и с возрастающей на него нагрузкой при беге. У литоптерн развитие III пальца и его толщина оставались практически неизменными. В результате лошади оказались более приспособленными чем Litopterna. Подобную эволюцию В. О. Ковалевский назвал инадаптивной, подразумевая не неприспособленность (наоборот, однопалость явно адаптивна), а то, что группа, получившая выигрыш в борьбе за существование на определенном отрезке эволюции, оказывается менее приспособленной по сравнению с группой, эволюционировавшей в том же направлении более низкими темпами. Австрийский палеонтолог О. Абель образно назвал подобные признаки «ошибочными приспособлениями».

Филогенетическое предварение имеет место потому, что сходные условия среды требуют сходных адаптаций, но преимущество в борьбе за существование сначала получает та группа, у которой быстрее вырабатывается нужное приспособление. В то же время параллельно, но медленнее эволюционирующая группа в дальнейшем оказывается лучше приспособленной, поскольку при более медленной эволюции успевают сформироваться координинации.

А. П. Расницин (1983), развивая представления Ковалевского, предложил различать инадаптивную и эвадаптивную эволюцию. Инадаптивные таксоны быстро эволюционируют и быстро сходят со сцены. Эвадаптивные эволюируют медленнее и замещают их в палеонтологической летописи. Этот подход близок к представлению Дарвина о вытеснении менее приспособленных предков более приспособленными потомками. Инадаптивная эволюция в смысле Ковалевсого представляется с этих позиций частным случаем отношений эвадапиации — инадаптации. Возникает вопрос: почему группа, отставшая в своем развитии, становится эвадаптивной? Медленность эволюции таких таксонов указывает на то, что в процессе их формирования значительную роль играл стабилизирующий отбор. Как сказано выше, координации основаны на эволюционной перестройке онтогенетических корреляций, эволюция которых, в свою очередь, происходит главным образом, под действием стабилизирующего отбора. Эвадаптивный таксон оказывается более приспособленным потому, что организация составляющих его особей более координирована. Это и демонстрирует строение ног у литоптерн и лошадей.

Соотношение инадаптивной и эвдаптивной эволюции при асинхронном параллелизме можно представить следующим образом: опережающий таксон, адаптируясь к изменениям условий среды, приобретает те или иные приспособления. Отстающий таксон, чтобы не проиграть в конкуренции с опережающим, вынужден либо дивергировать, адаптируясь к другим условиям, либо вырабатывать адаптации, аналогичные тем, которые формируются у опережающего. Первый случай подразумевает дро-

бление адаптивной зоны на подзоны, второй — асинхронный параллелизм.

Подтверждением тому, что именно эволюция опережающей группы стимулирует параллельную эволюцию отстающей, служит обнаруженный Э. И. Воробьевой (1980) параллелизм эволюции позднедевонских кистеперых рыб, таких как *Panderichtys* и древнейших тетрапод, таких как *Ichthyostega* и *Tulaeherpeton* (рис. 101). В этом случае кистеперые рыбы вымерли, не выдержав конкуренции со своими амфибиотическими современниками. Эвадаптивным оказался опережающий таксон, лучше приспособившийся на грани воды и суши, тогда как рыбы имитировали стегоцефалов, оставаясь исключительно водными животными.

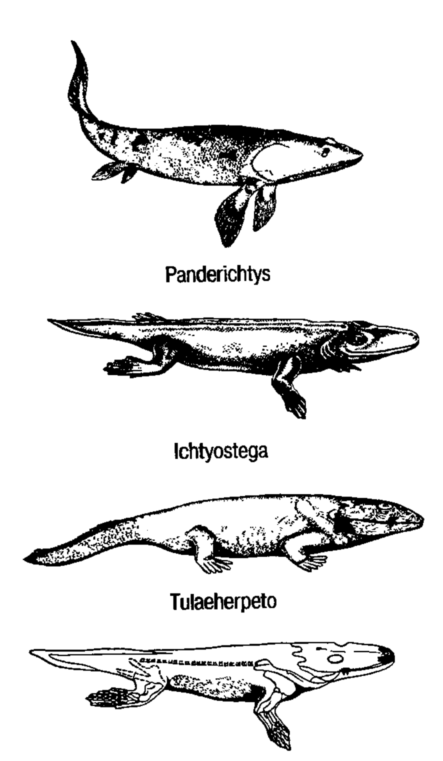


**Рис. 101.** Параллелизм в эволюции кистеперых рыб (Panderichtys) и древнейших тетрапод (Ichtyostega, Tulaeherpeton) (из Воробьева, 1980)

В том случае, если подобного вытеснения не произошло, отстающая группа стимулирует опережающую к дальнейшей адаптации в том же направлении. Это усиливает гетеробатмию и, тем самым, понижает целостность организации. Интегрированность же сама по себе адаптивна. По-видимому, более высокая интегрированность и делает отставшую группу эвадаптивной, позволяя ей выиграть в конкуренции и вытеснить опережающую.

Ранее развитие у одной из групп приспособлений к данной адаптивной зоне дает ей выигрыш в конкуренции, но если конкуренты все же выживают, то в дальнейшем развитие у них координаций, обуславливающих лучшую по сравнению с параллельным филумом адаптацию к внешним условиям, обеспечивает им победу в борьбе за существование. Например, среди третичных млекопитающих первыми перешли к хищничеству креодонты. Дифференцировка зубов у них пошла по тому же пути, что и у настоящих хищников — Carnivora. Только основным — хищным — зубом, игравшим главную роль при разгрызании мяса и костей, у креодонтов был последний коренной, тогда как у настоящих хищников — последний предкоренной на верхней челюсти и первый коренной на нижней (рис. 102). Это давало креодонтам выигрыш в силе при кусании. Расположение хищного зуба ближе к челюстному суставу уменьшало плечо рычага при сокращении жеватель-

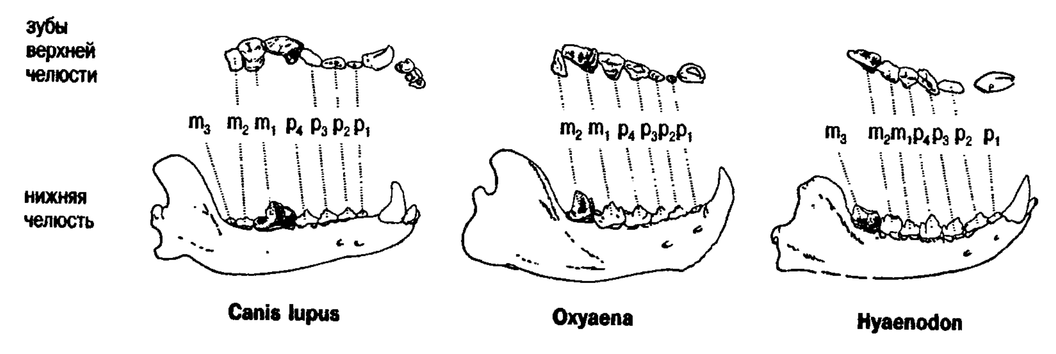



**Рис. 102.** Расположение хищных зубов на верхней и нижней челюстях у настоящих хищных и креодонтов (по Шмальгаузену, 1969)

ных мышц, что, в свою очередь, увеличивало силу кусания. Но в то же время это была дискоординация: размер зубов не мог увеличиваться, так как зуб был зажат в углу челюсти, разрастание же его вперед увеличило бы плечо рычага, т. е. было бы неадаптивным. В результате настоящие хищники, у которых хищный зуб увеличивался за счет редукции задних коренных зубов, вытеснили креодонтов. Таким образом, медленность эволюции позволяет более координированно перестраивать организацию, но лишь в том случае, когда оставшаяся группа все же выживает.

Конкуренция параллельных филумов, занимающих соседние адаптивные зоны, может привести к трем результатам. Во-первых, это уже рассмотренный случай вытеснения менее приспособленной группы другой, более приспособленной. Такая эволюция может продолжаться неограниченно долго. Во-вторых, возможен случай, когда вытеснения вследствие инадаптивной эволюции не происходит. Тогда продолжается дивергенция каждого таксона в пределах своей адаптивной зоны, т. е. постепенное приспособление эволюционирующих групп ко все более узким условиям среды — специализация, сопровождающаяся дальнейшим дроблением адаптивной зоны данного таксона. В-третьих, опережающая группа может успеть настолько хорошо приспособиться в своей адаптивной зоне, что отстающая оказывается неспособной вытеснить ее, и сама вымирает.

## 11.4. Конвергенция

*Конвергенция* — возникновение сходных черт организации на изначально различной основе, т. е. путь развития аналогичных приспособлений. Это явление объясняется тем, что в одних и тех же условиях среды отбор вырабатывает сходные приспособления даже у разных организмов. Пояснить кон-

вергенцию удобно схемой, изображенной на рис. 99, где A, B — изначально различные признаки, g, e — черты сходства. Примеров аналогичных приспособлений можно привести очень много: крыло пингвина и плавник акулы, форма тела пелагических хищников, летательная перепонка шерстокрыла, сумчатой белки и летяги (рис. 103) и т. п. При конвергенции четко проявляется воздействие среды на организацию: водная среда требует обтекаемой формы тела и сдвинутого назад органа локомоции, полет и даже длинный прыжок — опоры на воздух, т. е. увеличения поверхности тела.

Примеры шерстокрыла, летяги и сумчатой белки показывают, насколько трудно различать конвергенцию и параллелизм. Все живые организмы связаны родством; чем оно теснее, тем выше степень гомологии, тем ближе конвергенция к параллелизму. О параллелизме можно говорить в том случае, когда сходные филумы заняли каждый свою адаптивную зону. Конвергенция же будет наблюдаться тогда, когда группы независимо друг

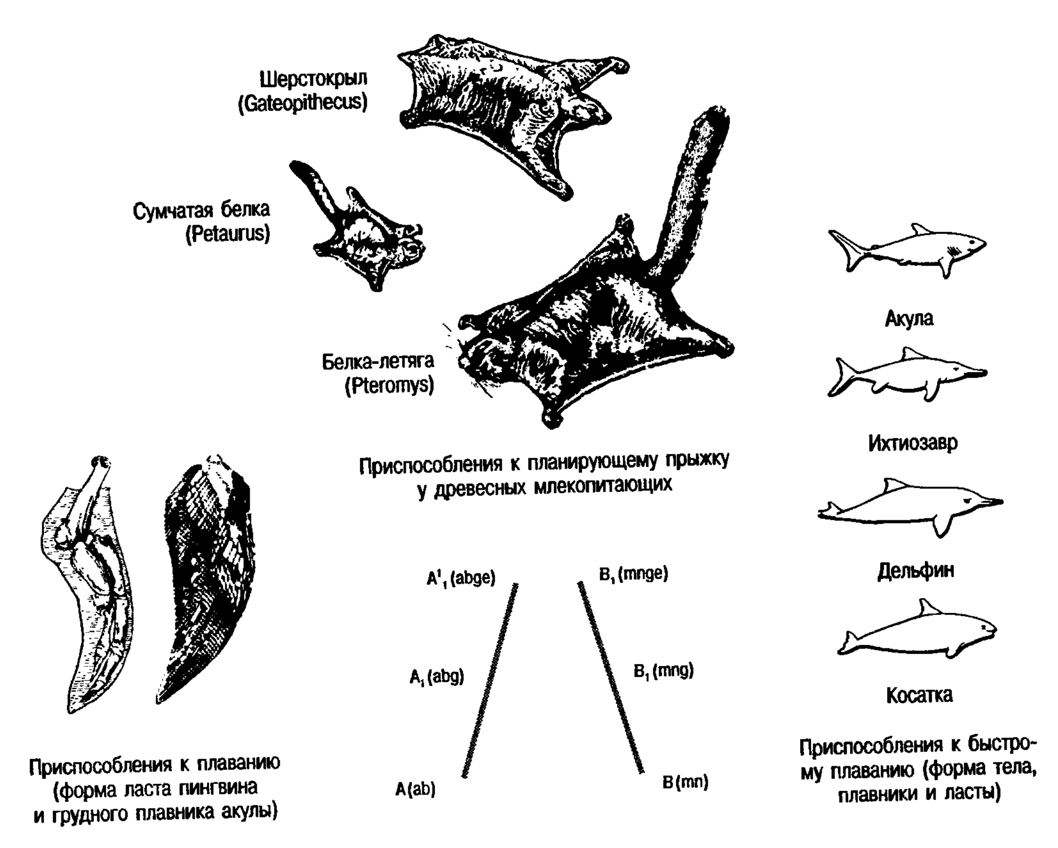



**Рис. 103.** Примеры конвергентной эволюции у позвоночных (по Шмальгаузену, 1969)

от друга вселялись в одну адаптивную зону. Поэтому сходная форма тела шерстокрыла, летяги и сумчатой белки — результат конвергенции: все эти животные независимо приспосабливались к планирующему прыжку.

Обычно конвергентно развиваются приспособления к абиотическим факторам среды. Это показывают уже рассмотренные примеры, а также случаи конвергенции на более глубоких уровнях организации. Сходное строение глаз головоногих моллюсков и позвоночных, трахей хелицеровых и насекомых. Абиотическая среда сходно влияет на все организмы, поэтому, как писал И. И. Шмальгаузен (1969), конвергенции, в отличие от параллелизма, всегда поверхностны и затрагивают лишь немногие черты организации конвергирующих групп.

Часто возникает вопрос: может ли ковергенция зайти так далеко, чтобы конкурирующие группы слились воедино? Из всего сказанного уже понятно, что конвергенция до полной неразличимости конвергирующих таксонов невозможна. Сближение организации конвергирующих таксонов обострит конкуренцию между ними и вызовет дивергенцию, а разная исходная организация автоматически приведет к тому, что и в разных филумах приспособления будут различными. В то же время по отдельным признакам конвергенция может обусловливать очень высокое сходство. Так, например, у птиц, и у летающих ящеров — птерозавров — отверстие для пневматического мешка на плечевой кости и сама структура этой кости практически одинаковы.

## 11.5. Монофилия и полифилия происхождения надвидовых таксонов

Существуют две противоположные точки зрения на происхождение таксонов высшего ранга — подклассов, классов, надклассов. Исследователи, придерживающиеся теории монофилии, считают, что любой таксон надвидового ранга берет свое начало от одного исходного вида, от которого в процессе адаптивной радиации возникает все разнообразие включаемых в данный таксон систематических групп. Сторонники теории полифилетического происхождения считают, что таксоны высокого ранга могут происходить от нескольких, иногда очень далеких по своему систематическому положению исходных групп. В процессе дискуссий между сторонниками каждой из этих теорий сформировалось несколько концепций. Представление, согласно которому весь рассматриваемый таксон берет свое начало от одного исходного вида, получило название концепции строгой монофилии (А. Н. Северцов, 1939; Шмальгаузен, 1969), или парафилии (Henning, 1969).

Дж. Симпсоном (1966) было сформулировано понятие широкой монофилии: таксон считается монофилетическим, если его ранг выше или равен

рангу исходного таксона независимо от конкретного числа линий филогенеза, давших начало дочерней систематической группе. К этому представлению близка широко распространенная среди палеонтологов концепция ограниченной полифилии, согласно которой дочерний таксон может возникать от нескольких исходных (параллельно эволюционирующих) групп. Наконец, крайней точки зрения придерживаются сторонники ортогенетических теорий эволюции, считающие, что дивергенция вообще невозможна, и существует лишь филетическая эволюция, по мере которой происходит преобразование организации, и, следовательно, виды группируются в более высокие систематические категории лишь по сходству, а не по происхождению.

Примером строгой монофилии таксонов может служить схема филогенеза гоминид (рис. 76), а иллюстрацией представления Дж. Симпсона о широкой монофилии — схема происхождения наземных позвоночных: надкласс Tetrapoda происходит от двух отрядов (Osteolepiformes и Porolepiformes), объединяемых в надотряд Rhipidistia подкласса Crossopterygii (кистеперые рыбы) (рис. 104). Автор этой схемы, шведский палеонтолог Э. Ярвик (1970), считал происхождение наземных позвоночных полифилетическим.

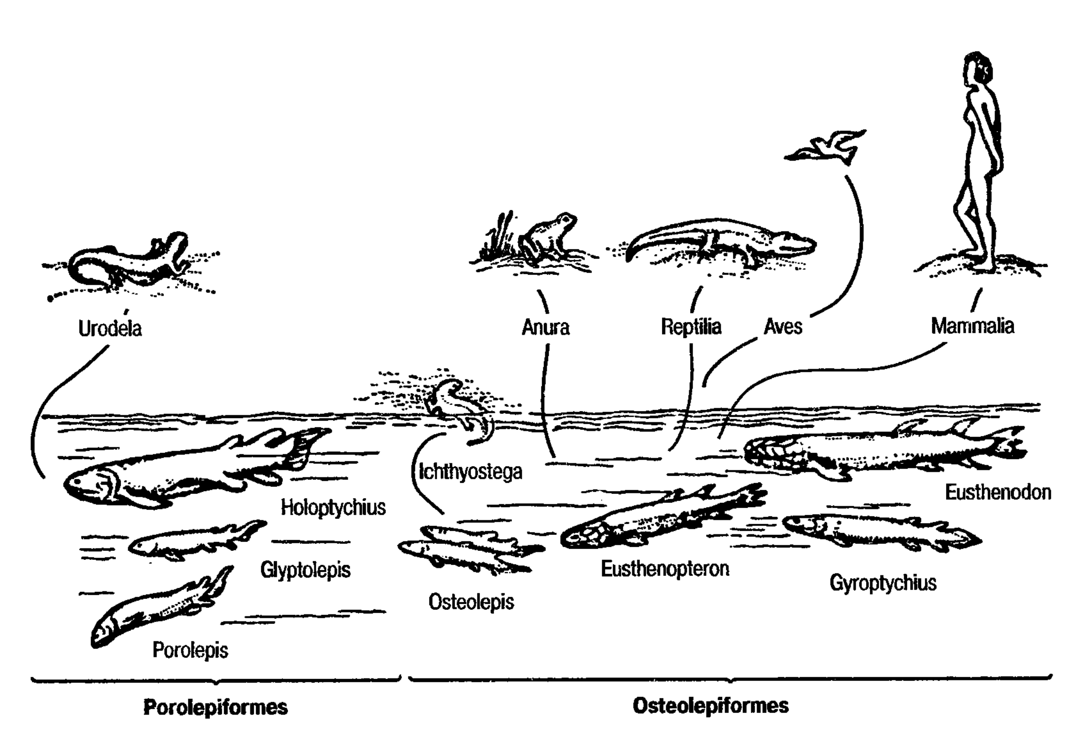



**Рис. 104.** Происхождение наземных позвоночных (из Ярвика, 1970)

Поэтому та же схема иллюстрирует и полифилию (ограниченную полифилию), особенно в той ее части, где предполагается, что независимо и параллельно эволюционировавшие отряды кистеперых рыб Porolepiformes и Osteolepiformes дали две группы амфибий: Lepospondyli — предков хвостатых и Labyrinthodontia — предков бесхвостых и Amniota.

Теория ортогенеза в чистом виде, т. е. отрицающая дивергенцию, почти не имеет сторонников. Необходимо подчеркнуть: логически последовательное применение концепции ортогенеза подразумевает изначальное существование на Земле не меньшего, чем в настоящее время, числа видов. Поскольку доказано вымирание многих таксонов, не оставивших после себя потомков, число видов (при признании ортогенеза) должно по мере эволюции сокращаться. На самом же деле, как показывает палеонтология, оно растет. Мало того, в ряде случаев дивергенция строго доказана не только на микроэволюционном, но и на макроэволюционном уровне.

Теория строгой монофилии подразумевает дивергенцию и признание в качестве естественной систему, основанную на критерии происхождения. Концепция ограниченной полифилии и близкая к ней точка зрения Симпсона, не отрицая принципа дивергенции как такового, подразумевают возможность независимого перехода в новую адаптивную зону двух или большего числа филогенетических ветвей исходного таксона. В дальнейшем эти ветви эволюционируют в новой зоне конвергентно и параллельно. Иными словами, обе эти концепции принимают правомочность построения биологической системы по сходству, т. е. считают естественным таксон, в котором подчиненные систематические группы имеют разное происхождение. Если эти группы, осваивая новую для них адаптивную зону, эволюционировали конвергентно, то различие между ними будет меньшим, чем между исходными таксонами; если же и в новой адаптивной зоне происходит параллельная эволюция, то различие между систематическими группами, составляющими дочерний таксон, будет не большим, чем между группами, входящими в исходные таксоны. Следовательно, при параллельной эволюции таксонов в новой адаптивной зоне ранг дочернего полифилетического таксона будет не ниже ранга исходного таксона.

Как видно, выбор одной из трех концепций — ограниченной полифилии, широкой монофилии или противопоставляемой им строгой монофилии — определяется (в теоретическом плане) отношением к принципам таксономии. При признании в качестве естественной генетической системы, основанной на безоговорочном применении принципа сближения по происхождению, доказательство полифилетичности любого таксона служит поводом для его разделения. Так произошло, например, с отрядами грызунов и зайцеобразных, с отрядом голенастых птиц, разделенным на отряды журавлеобразных и аистов, и рядом других таксонов. Напротив, при признании естественности системы, основанной на сходстве, возможно сохранение

в качестве «естественных» и полифилетических таксонов. Необходимо отметить, что теории полифилетического происхождения разработаны относительно многих таксонов. Так, среди позвоночных животных подобная теория отсутствует только для класса птиц.

Селектогенез не отрицает возможности независимого перехода в новую адаптивную зону нескольких параллельно эволюционирующих таксонов, причем чем они ближе, тем труднее различимы. Поэтому для выбора одной из трех концепций происхождения больших таксонов необходимо выяснить, возникает ли в результате такого перехода таксон, который на основании всех доступных методов сравнительного анализа можно считать естественным, но происшедшим от нескольких корней. На практике это выразится в сопоставлении степени сходства систематических групп исходного и дочернего таксонов: если сходство между группами, составляющими дочерний таксон, выше чем между каждой из этих групп и соответствующей ей группой исходного таксона, можно говорить о полифилии.

При одновременном вселении в новую адаптивную зону двух или нескольких групп часть признаков, обуславливающих адаптацию в новой зоне, будет развиваться конвергентно, увеличивая сходство между вселенцами. Но конвергенция поверхностна и, как правило, легко выявляется. Вместе с тем каждый из осваивающих новую зону таксонов, испытывая адаптивную радиацию, должен вступать в конкурентные отношения с параллельно эволюционирующим таксоном. Это, в свою очередь, ведет к дивергенции и разделению между ними адаптивной зоны. Каждый таксон, эволюционирует в своей зоне на основе несколько различной исходной организации, что способствует установлению его независимого происхождения, т. е. полифилии. При последовательном освоении новой зоны параллельно эволюционирующими группами независимость их эволюции устанавливается еще легче. Кроме того, снижается сама вероятность такого вселения: либо его не произойдет, либо вселившаяся более высоко адаптированная группа вытеснит предшественников (случай с креодонтами). Сосуществовать же эти группы смогут лишь при занятии ими разных адаптивных зон, но тогда не возникнет вопроса о единстве таксона. Наконец, возможен случай, когда одну зону осваивают очень близкие таксоны, например, виды одного рода. При условии их вселения в новую зону в разных географических районах конкуренция между ними начинается лишь в процессе адаптивной радиации в новой зоне. Но в этом случае крайне мала вероятность возникновения самого вопроса о полифилии: степень различия систематических групп дочернего таксона будет существенно выше, чем у исходных видов, и этот таксон будет представляться монофилетическим. Следует подчеркнуть, что встречающаяся в литературе ссылка на гибридогенное происхождение ряда видов растений и животных (сетчатую эволюцию) как на доказательство вероятности полифилии больших таксонов неправомочна, поскольку ги-

бридизация систематически далеких видов невозможна, а происхождение надвидового таксона от исходного вида, возникшего путем аллополиплоидизации, не есть полифилия.

Причинами создания теорий полифилетического происхождения таксонов высшего ранга служат два обстоятельства: распространенность параллелизмов и отсуствие переходных форм между исходным и дочерним таксонами, а также между основаниями ветвей адаптивной радиации дочернего таксона.

При параллельной эволюции сходство оказывается, как правило, более высоким, чем истинное родство, а это облегчает объединение независимых филогенетических линий в один таксон. Если же в ряде ветвей исходного таксона возникали признаки, эволюционировавшие параллельно с признаками дочернего таксона, то сопоставление этих признаков в филогенетических ветвях обоих таксонов (при отсутствии переходных форм) легко приводит к обоснованию полифилетического происхождения исследуемой группы. Доказательство монофилетического происхождения такой группы строится, в первую очередь, на обосновании дивергенции от общего предка линий эволюции дочернего таксона и на доказательстве их несопоставимости с линиями филогенеза исходного таксона, т. е. на исследовании признаков, не подвергавшихся параллельной эволюции. Обычно подобные исследования приводят в конце концов к выяснению истинных родственных связей исследуемого таксона.

В еще большей степени способствует появлению полифилетических теорий отсутствие переходных форм между таксонами высого ранга. Поэтому очень важно установить причины систематического отсутствия переходных форм между такими таксонами. Объяснение этого явления было дано Дж. Симпсоном (1948) в созданной им теории квантовой эволюции (рис. 101). Согласно этой теории, возникновение больших таксонов связано с освоением исходной для подобного таксона группой новой адаптивной зоны, в которой и происходит ее адаптивная радиация. Эволюционный выход в новую адаптивную зону сопряжен с переходом через неустойчивое состояние, когда адаптации к условиям жизни предков утрачивают свое значение, а адаптации к новым условиям находятся в процессе формирования. Условия среды, промежуточные между адаптивной зоной предков и адаптивной зоной, занимаемой дочерним таксоном, Симпсон назвал неадаптивной зоной, употребляя это выражение в том смысле, что переход через промежуточную среду обитания для группы затруднителен. Поэтому переход через неадаптивную зону характеризуется малочисленностью переходной группы и высокими темпами ее эволюции, т. е. жесткой элиминацией и сопряженным с ней интенсивным отбором на приспособление к новым условиям среды. Если темпы эволюции группы недостаточны, она вымирает, не достигнув новой адаптивной зоны.

Квант в понимании Симпсона — временное увеличение темпов эволюции исходной для таксона популяции. Малочисленность и высокие темпы эволюции переходных групп обусловливают крайне малую вероятность обнаружения палеонтологических остатков таких групп (рис. 105). Как показал Симпсон, палеонтологические исследования постепенно выявляют переходные формы между таксонами среднего ранга: семействами, надсемействами, подотрядами, отрядами, тогда как пробелы между таксонами высокого ранга: подклассами, классами, надклассами, как правило, не заполняются. Действительно, для позвоночных животных — подтипа, наиболее хорошо изученного палеонтологически, известны всего две-три переходные формы между классами: уже упомянутый археоптерикс, оказавшийся не предком настоящих птиц, ихтиостега — форма, промежуточная между кистеперыми рыбами и амфибиями и тулерпетон — форма, указывающая направление эволюции к антракозаврам, предкам рептилий. Однако во всех случаях систематическое положение этих переходных форм не вызывает сомнений: археоптерикс относится к длиннохвостым птицам, а ихтиостега и тулерпетон — к тѐтраподам, т. е. эти формы ближе к дочерней группе и не занимают строго промежуточного положения.

Отсутствие переходных форм можно проиллюстрировать и на группах более низкого таксономического ранга, происхождение которых связано с резкой сменой сред обитания. Так, в случаях приспособления наземных позвоночных к жизни в воде переходные формы неизвестны, хотя

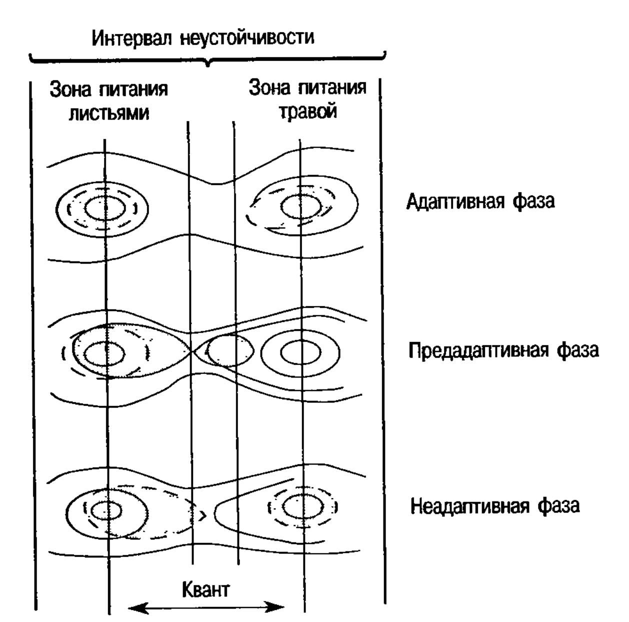



**Рис. 105.** Фазы истории Equidae, рассматриваемые как пример квантовой эволюции (из Симпсона, 1948)

их филогенез в пределах адаптивной зоны дочернего таксона прослеживается. Это относится и к группам морских рептилий (ихтиозавры, мозазавры), и к китообразным.

Таким образом, независимое освоение новой адаптивной зоны видами, возникшими независимо друг от друга из нескольких относительно близких по своей организации таксонов, реально существующее явление. При условии параллельной эволюции дочерних таксонов в новой адаптивной зоне доказать их независимое происхождение не менее трудно, чем доказать монофилетическое происхождение таксона высокого ранга, эволюционирующего в новой зоне. Перекрест приспособлений и параллелизмы в эволюции признаков исходного и дочернего таксонов (филогенетическое предварение) легко интерпретируется как доказательство полифилии.

Однако при условии признания естественной системой только системы «по происхождению» доказанная полифилетичность таксона означает лишь то, что этот таксон искусственный и подлежит разделению по происхождению. Иными словами, проблема поли- или монофилии — это проблема систематики. В рамках теории эволюции ее рассмотрение правомочно лишь в той мере, в которой систематика эволюционна.

Глава 12

# Главные направления эволюционного процесса

## 12.1. Основные пути биологического прогресса

Как уже было показано, направление филогенеза каждого конкретного таксона определяется адаптивной зоной, в которой этот таксой эволюционирует, и возможностями перестройки организации данной группы. Проблема главных направлений эволюционного процесса анализирует соотносительную роль каждого из упомянутых факторов в определении этих направлений, показывает, какими путями может повышаться приспособленность, т. е. какими путями вообще может происходить эволюция.

Впервые этот вопрос пытался разрешить Ж. Б. Ламарк. Он выделял два эволюционных процесса: повышение уровня организации (градация) и возникновение разнообразия типов организации на каждом уровне. Ламарк считал эти процессы независимыми: градация осуществляется в результате внутреннего стремления к совершенствованию, а разнообразие на каждой ступени возникает под действием среды. Несмотря на то что механизм обоих направлений эволюции был понят Ламарком неверно, само их существование — объективный факт.

Ч. Дарвин рассматривал этот вопрос иначе. Он считал эволюцию процессом приспособления, а следовательно, повышение уровня организации — только частным результатом этого процесса. Возрастание приспособленности в ходе эволюции обычно сочетается с усложнением организации: по мере дивергенции среда (в основном биотическая) постоянно усложняется, адаптацию же к более сложным условиям может обеспечивать лишь более сложное строение организмов. После Ч. Дарвина эта проблема разрабатывалась в двух направлениях: одно развивалось Б. Реншем и Дж. Хаксли за рубежом, другое — у нас в стране А. Н. Северцовым и его школой.

Б. Ренш, так же как и Ж. Б. Ламарк, справедливо считал, что эволюция может идти и по горизонтали, и по вертикали. Адаптивную радиацию (возникновение разнообразия на данном уровне организации) он назвал кладогенезом, а выход на новый уровень адаптивной радиации — анагенезом. Дж. Хаксли для обозначения уровней организации вернулся к ламарковскому термину «грады» (ступени). Кроме того, он рассматривал третье направление эволюции — стасигенез, явление эволюционной стабилизации, т. е. сохранение неизменяющихся, персистирующих ветвей (см. рис. 106). Анализ направлений эволюции привел Дж. Хаксли к постановке вопроса: куда вообще идет эволюция и что может служить критерием прогрессивно-

сти? Отсюда парадокс Дж. Хаксли: кто более прогрессивен — человек или туберкулезная бацилла, вызывающая его заболевание?

Эти вопросы Дж. Хаксли пытался разрешить в своей теории ограниченного и неограниченного прогресса, согласно которой эволюция, несомненно, прогрессивный процесс, но прогресс этот в основном ограниченный, групповой. Переходя от грады к граде, каждая группа организмов (таксон) развивается прогрессивно, но в конце концов приходит к стасигенезу или вымиранию. Лишь одно направление эволюции, которое привело к возникновению человека, представляет собой путь неограниченного прогресса, поскольку обуславливает выход на совершенно новый уровень эволюции — социальный. В нашей литературе обсуждался вопрос о том, правомерно ли выделение неограниченного прогресса или же это телеологический подход. Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. Н. Воронцов и А. В. Яблоков (1969) поддержали мнение Дж. Хаксли. Действительно, только человек практически перестал приспосабливаться к среде через отбор, а начал приспосабливать среду к себе.

Однако, теория Дж. Хаксли, констатируя явление, не позволяет проанализировать его на досоциальном уровне и не объясняет причин ограниченности прогресса всех живых организмов, кроме предков человека. Гораздо более плодотворным представляется подход А. Н. Северцова (1925). Как А. Н. Северцов, так и Дж. Хаксли исходили из дарвиновского положения о том, что повышение уровня организации — частный и необязательный результат эволюции, возникающий при действии тех же факторов, которые обусловливают любое другое приспособление. Преимущество же теории А. Н. Северцова в том, что основное внимание обращено не на критерии, а на результаты различных путей эволюции.

Теория главных направлений эволюционного процесса отвечает на вопрос: какими путями может повышаться приспособленность организмов в ходе филогенеза? Согласно А. Н. Северцову, наиболее общее, наиболее очевидное направление эволюции — **биологический прогресс, иными словами, возрастание приспособленности потомков по сравнению с предками.** Понятие биологического прогресса выражает то же самое, что и понятие прогрессивной эволюции. Поэтому критерии биологического прогресса, предложенные А. Н. Северцовым, относятся не к организму, а к виду и надвидовым таксонам. Критерии эти следующие: 1) увеличение численности, 2) расширение ареала, 3) прогрессивная дифференциация — увеличение числа систематических групп; составляющих данных такой: видов в роде, видов и родов в семействе, семейств в отряде и т. д.

Эволюционный смысл выделенных критериев заключается в следующем: возникновение новой адаптации снижает элиминацию, в результате средний уровень численности вида возрастает. Стойкое повышение численности потомков по сравнению с предками (первый критерий биологического прогрес-

са) приводит к увеличению плотности населения, что, в свою очередь, через обострение внутривидовой конкуренции вызывает расширение ареала; этому же способствует и возрастание приспособленности. Расширение ареала (второй критерий биологического прогресса) приводит к тому, что вид при расселении сталкивается с новыми факторами среды, к которым необходимо приспосабливаться. Поэтому второй критерий биологического прогресса точнее сформулировать как расширение экологической ниши. Увеличение численности и освоение новых экологических условий вызывает дальнейшую дифференциацию вида, усиливает дивергенцию. Поэтому третий критерий биологического прогресса — увеличение количества дочерних таксонов — уже не экологический, как первые два, а таксономический.

Пользуясь критериями биологического прогресса, можно сравнивать различные таксоны, даже если они не связаны прямым родством, поскольку речь в этих случаях идет о результате эволюции — адаптированности. Экологические показатели позволяют сравнивать любые два вида в биосфере. Неправильно считать все ныне существующие виды равно приспособленными. Нетрудно убедиться, что реликтовые виды менее приспособлены, чем широко распространенные, и т. д. Например, подкласс костистых рыб, составляющий 95 % современной ихтиофауны, биологически более прогрессивен, чем подкласс двоякодышащих рыб, насчитывающий всего 7 видов, и прогрессивнее сумчатых млекопитающих, включающих около 30 видов с очень ограниченными ареалами и низкой численностью.

**Антитезу биологического прогресса представляет собой биологический регресс, в пределе приводящий таксоны к вымиранию.** Критерии биологического регресса диаметрально противоположны критериям биологического прогресса: утрата приспособленности при снижении поддерживающей роли отбора выражается в спаде численности, сокращении экологической валентности, что ведет к сужению ареала и вымиранию дочерних таксонов.

Проблема вымирания — еще слабо разработанный раздел эволюционной теории. Ч. Дарвин считал вымирание естественным результатом прогрессивной эволюции — следствием вытеснения менее приспособленных предков более приспособленными потомками. Однако, этот процесс очень сложен. Конкретные систематические группы могут попеременно находиться на пути прогрессивного развития, затем регресса, а потом снова переходить к биологическому прогрессу, приобретая новые приспособления и меняя отношения со средой (рис. 106).

Биологический прогресс — наиболее общее выражение адаптивности эволюции. Путей же достижения биологического прогресса несколько. А. Н. Северцов назвал их главными направлениями эволюционного процесса:

1. **Ароморфоз, или морфофизиологический прогресс, т. е. повышение уровня организации** в общепринятом смысле этого слова. Например, по-

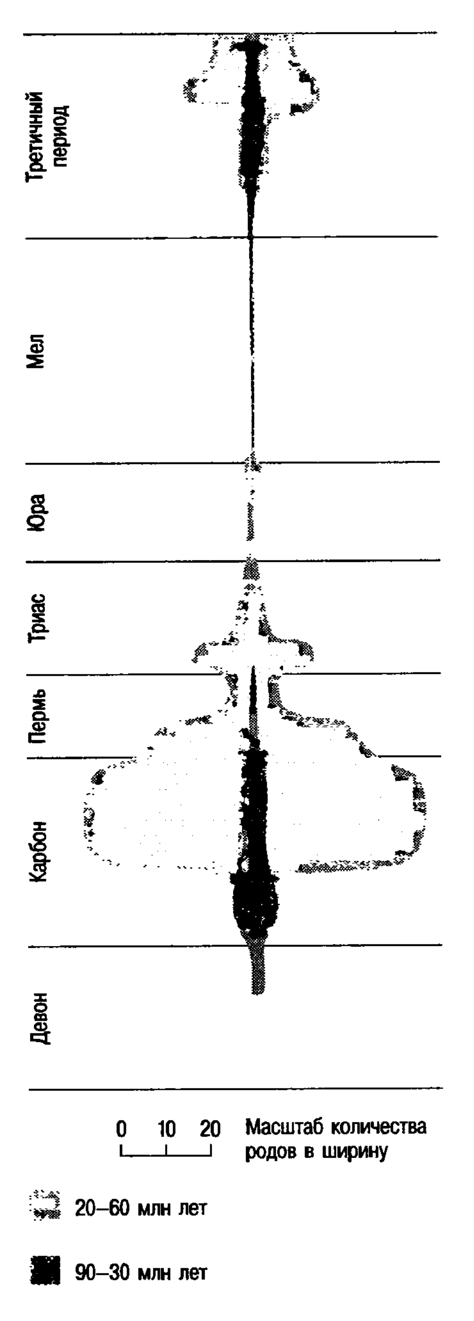



**Рис. 106.** Схема распределения во времени 237 родов амфибий (из Матвеева, 1967)

вышение уровня организации млекопитающих по сравнению с рептилиями, покрытосемянных растений по сравнению с голосемянными, эукариот по сравнению с прокариотами.

2. **Идиоадаптация — выработка частных приспособлений.** Сюда относятся все случаи прогрессивной эволюции без повышения уровня организации. Примерами могут служить уже много раз упоминавшийся филогенез лошадей, эволюция системы прыжкового движения у бесхвостых амфибий, сопровождавшаяся глубокой перестройкой организации, развитие мимикрии и других типов приспособительной окраски. Одним словом, большинство случаев адаптивной эволюции — результат идиоадаптации. Специализация рассматривалась А. Н. Северцовым как частный случай идиоадаптации.

3. **Общая дегенерация, морфофизиологический регресс, или вторичное упрощение организации.** Этот способ биологического прогресса наблюдается, как правило, при переходе к паразитизму или к сидячему образу жизни. Классический пример эволюции по пути общей дегенерации — происхождение асцидий. Свободно плавающие личинки асцидий устроены довольно сложно, у них есть хорда, нервная трубка, метамерная мускулатура. Следовательно, теми же признаками обладали предки асцидий. При метаморфозе личинка асцидий переходит к сидячему образу жизни и утрачивает все эти системы. В то же время, у взрослых асцидий сильно развивается глотка, которая и занимает основной объем тела. У паразитов, например у ленточных червей, исчезают пищеварительная и нервная системы, зато сильно развиваются выделительная и половая.

**4. Ценогенез — выработка провизорных приспособлений, обеспечивающих выживание организмов на ранних стадиях онтогенеза.**

Предложенные А. Н. Северцовым способы достижения биологического прогресса по своей сути экологические, хотя сам подход к проблеме явно морфологический: биологический прогресс рассматривается как выработка морфологических приспособлений, обеспечивающих выживание в данной среде обитания. Эти приспособления могут быть более или менее частными или же настолько существенными, что обеспечивают переход на новый уровень организации. Такие кардинальные морфологические перестройки, как возникновение внутреннего скелета у хордовых, поперечно исчерченной мускулатуры у членистоногих, трахейной системы у насекомых, А. Н. Северцов и назвал ароморфозами. Таким образом, с одной стороны, ароморфоз — это направление эволюции, с другой — те приспособления, которые обеспечивают эволюцию по пути усложнения организации. Общая дегенерация, или вторичное упрощение организации — это утрата потомками ароморфозов, приобретенных предками. При идиоадаптации происходит перестройка признаков, характерных для предков. Перечисленные способы достижения биологического прогресса иллюстрирует графическая схема, предложенная А. Н. Северцовым (рис. 107).

Основное значение разработанной А. Н. Северцовым теории главных направлений эволюционного процесса заключается в том, что она объяснила факт существования в одно и то же время форм, находящихся на разных уровнях организации: они равно идут по пути биологического прогресса,

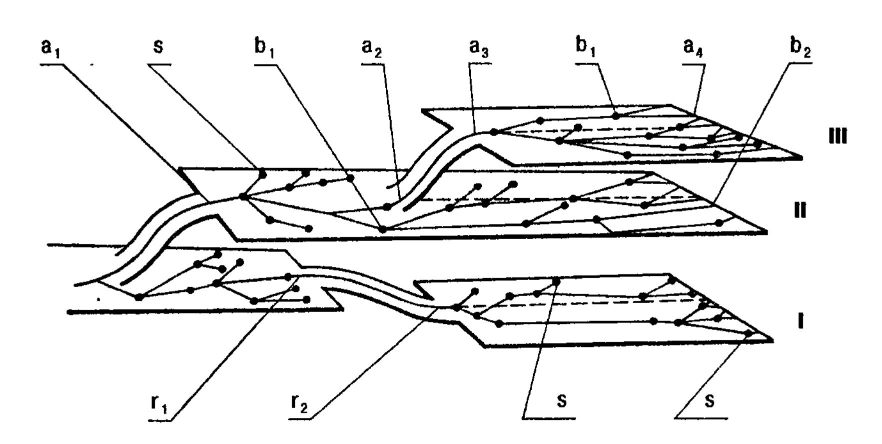



**Рис. 107.** Схема главных направлений биологического прогресса:
ароморфозы (а) изображены в виде подъема на более высокие уровни (II,III);
идиоадаптации – в виде отклонений на данном уровне (b);
специализация, как частный случай идиоадаптации (s);
общая дегенерация, как переход на нижележащий уровень (i) (из А. Н. Северцова, 1939)

только разными дорогами. Обращает на себя внимание тот факт, что в схему главных направлений эволюции (рис. 107) не вошел ценогенез, и это не случайно. Как уже было показано, эволюция отдельных стадий онтогенеза происходит более или менее самостоятельно, поэтому выработка провизорных приспособлений имеет то же значение, что и выработка дефинитивных, т. е. провизорные адаптации так же изменяют уровень организации промежуточных стадий онтогенеза, как дефинитивные — уровень организации взрослой стадии. Поэтому И. И. Шмальгаузен (1942) вывел ценогенез из состава главных направлений эволюционного процесса, показав, что изменение хода индивидуального развития идет по пути либо ароморфоза, либо идиоадаптации. Одни провизорные приспособления (возникновение вторичных яйцевых оболочек у Amniota, стадии куколки у Holomefabola, плаценты у мелкопитающих) могут рассматриваться только как ароморфозы, тогда как другие (развитие наружных жабр у амфибий, яйцевого зуба для вскрытия скорлупы у детенышей крокодилов и птенцов птиц) — только как идиоадаптации, т. е. частные приспособления. К такому же выводу пришел и Б. С. Матвеев (1967).

Таким образом, с точки зрения морфологии, биологический прогресс может достигаться путем любых перестроек организации — от общего ее усложнения до общего упрощения. Следовательно, возникает вопрос, каково значение различных перестроек организма, т. е. каково эколого-морфологическое объяснение путей достижения биологического прогресса. Этот вопрос вполне актуален, поскольку далеко не все примеры ароморфозов, приводимые А. Н. Северцовым, представляют собой случаи повышения энергии жизнедеятельности (или, говоря современным языком, возрастания интенсивности обмена веществ), что он считал важнейшим критерием ароморфоза. Например, прогрессивное развитие нервной системы позвоночных если и повышает интенсивность обмена веществ, то лишь незначительно, а интенсификации метаболизма покрытосемянных растений по сравнению с голосемянными вообще не наблюдается.

И. И. Шмальгаузен (1939) рассматривал значение различных перестроек организации с точки зрения приобретения организмом более или менее широких приспособлений, которые вовсе не обязательно должны быть связаны с энергетикой. Любые пути эволюции ведут к адаптивным преобразованиям организации, разница лишь в соотношении между прогрессивным развитием одних морфологических систем и дегенерацией других. Поэтому И. И. Шмальгаузен и сохранил за этими терминами окончание «морфоз» как обозначение преобразований организации, тогда как в современной литературе чаще употребляют окончание «генез», т. е. путь, направление эволюции.

Эколого-морфологический подход к этой проблеме дал возможность рассматривать **ароморфозы не только как морфологические адаптации, по-**

**зволяющие подняться на новый уровень организации, но и как приспособления широкого значения**, обеспечивающие повышение экологической валентности таксона. Идиоадаптацию И. И. Шмальгаузен разделил на два типа приспособлений: алломорфоз и специализацию. **Под алломорфозом он понимал преобразования организации, связанные с дальнейшим приспособлением при сохранении того же, что и у предков, типа отношений со средой. Специализация же рассматривалась как снижение экологической валентности, т. е. как приспособления к узким условиям среды.** Одновременно И. И. Шмальгаузеном было показано, что в большинстве филогенетических ветвей, по крайней мере у позвоночных животных, наблюдается довольно четкое чередование фаз преобразований организации в филогенезе данного таксона — **фаз адаптациоморфоза: эволюция крупного таксона начинается обычно с ароморфоза, затем таксон переходит к алломорфозу и далее к специализации.** Используя концепцию адаптивной зоны, получим: **ароморфоз — это преобразование организации, приводящее к расширению адаптивной зоны дочернего таксона по сравнению с адаптивной зоной предков; алломорфоз — это преобразование организации, обеспечивающее прогрессивную эволюцию в той же адаптивной зоне, в которой эволюционировали предки, или смену адаптивной зоны предков на другую, но не более широкую; специализация — это выработка адаптаций, обеспечивающих существование и эволюцию в адаптивной зоне более узкой, чем адаптивная зона предков.** Оценка широты адаптивной зоны должна производиться по особенностям организации потомков по сравнению с предками, при условии одинакового ранга сравниваемых таксонов.

Понятно, что возникновение таксона высшего ранга далеко не всегда связано с расширением его адаптивной зоны, т. е. с ароморфозом. Таксономический ранг группы не характеризует тип адаптациоморфоза, на основе которого она возникла, поскольку систематическое положение группы прежде всего определяется степенью ее обособленности от других групп, ее своеобразием. Так, тип Pogonophora или подтип Tunicata — результаты эволюции по пути общей дегенерации. В то же время, в основе многих таксонов высшего ранга лежат ароморфозы.

## 12.2. Смена фаз адаптациоморфоза

Рассмотрим подробнее, как происходит смена фаз адаптациоморфоза и что собой представляет каждая из них. С чем связано возникновение ароморфозов, например таких, как развитие трехкамерного сердца, малого круга кровообращения и легких при выходе позвоночных на сушу или приобретение гомойотермии птицами и млекопитающими? Легочное дыхание обеспечило кистеперым рыбам возможность использовать атмосфер-

ный кислород при недостатке его в воде. Гомойотермия дала возможность поддерживать активность при резких колебаниях температуры во внешней среде. Эти примеры показывают, что ароморфоз возникает как приспособление к нестабильным условиям среды, перекрывающее весь диапазон колебаний данного фактора. Так, гомойотермия позволила млекопитающим распространиться от полюса до полюса, тогда как среди пойкилотермных животных встречаются более холодостойкие и более теплолюбивые, но всегда с более узкой нормой реакции на изменения температуры. Изначально ароморфозы формируются как частные адаптации к конкретным условиям адаптивной зоны, в которых протекает эволюция исходной группы. Например, переход кистеперых рыб к легочному дыханию обеспечил их выживание в бедных кислородом пересыхающих водоемах.

Что же может произойти после того, как сформируются эти приспособления широкого значения, но приспособления к условиям своей адаптивной зоны? Достаточно широкие приспособления, перекрывающие весь спектр изменений внешнего фактора, позволяют группе перейти через неадаптивную зону в новую и, таким образом, расширить свою адаптивную зону. Поскольку ароморфные приспособления вырабатывались к условиям исходной адаптивной зоны, последняя не утрачивается группой, а расширяется.

Первые наземные четвероногие, осваивая сушу, не порвали связь с водной средой, сохранив приспособленность к ней и, в то же время, выработав новые адаптации, позволившие им выйти в наземно-воздушную среду. Таким образом, адаптивная зона амфибий складывается из двух подзон: исходной зоны предков (водная среда) и вновь приобретенной (суша). Ароморфные приспособления, вырабатывавшиеся в водной среде, обеспечивают выживание в обеих подзонах. К таким приспособлениям можно отнести легочное дыхание, появление второго круга кровообращения и трехкамерного сердца. Адаптации лишь к новой адаптивной зоне, например, пятипалую конечность и мускулистый язык, следует считать алломорфозами. Следовательно, приспособления становятся ароморфными, если позволяют расширить адаптивную зону предков, и остаются частными при эволюции в своей адаптивной зоне. Например, трехкамерное сердце и легочное дыхание двоякодышащих рыб остались частными адаптациями к существованию в водоемах с низким содержанием кислорода в воде.

Доказательством того, что ароморфоз формируется как частное приспособление, обеспечивающее биологический прогресс в своей адаптивной зоне, служит также и тот факт, что ароморфные преобразования организации далеко не сразу обусловливают расширение адаптивной зоны и победу в борьбе за существование в новых условиях. Например, млекопитающие возникли в триасе, а господствующее положение заняли лишь в кайнозое. В течение юрского и мелового периодов все свойственные млекопитающим

приспособления — будущие ароморфозы — не помогали им вытеснить господствовавших в это время и очень высоко адаптированных рептилий.

В последние десятилетия постепенно накапливаются данные, свидетельствующие о еще большей сложности формирования ароморфозов. Относительно становления артропод, млекопитающих и, в меньшей степени, птиц, показано, что признаки, совокупность которых обеспечила расширение адаптивной зоны, возникали независимо и параллельно, обычно асинхронно, у разных таксонов. К расширению же адаптивной зоны и переходу на новый, более высокий уровень организации приводила консолидация этих признаков в одном таксоне, который и расширял адаптивную зону. Подобные процессы, длившиеся миллионы лет, называют «маммализацией», «артроподизацией» и т. п. Некоторое представление о процессе маммализации дает схема преобразования черепа тераморфных рептилий на пути эволюции к млекопитающим (рис. 108). На схеме отражено

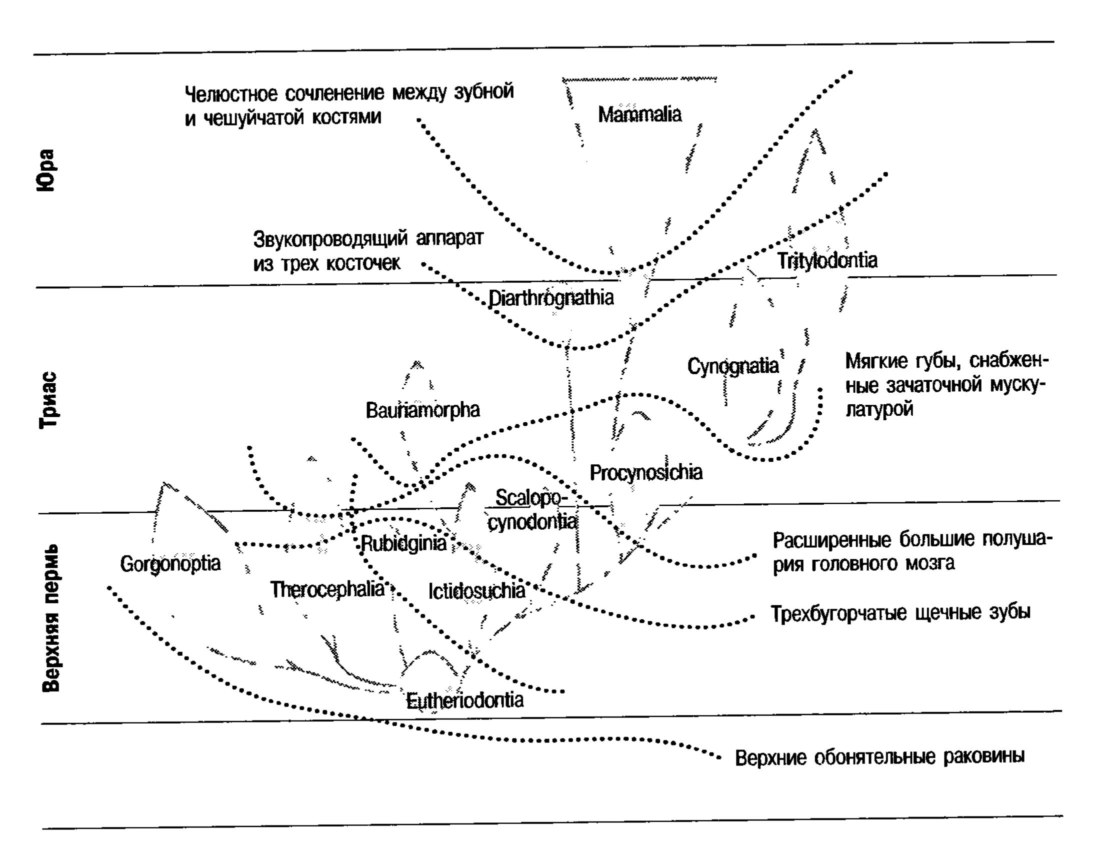



**Рис. 108.** Схема филогенеза и процесса маммализации черепа териодонтов (из Татаринова, 1972)

преобразование только скелета головы. Если учесть все остальные отличия млекопитающих от рептилий (гомойотермность, живорождение, усложнение центральной нервной системы и т. д. и т. п.), становление ароморфозов будет представляться сложнейшим и во многом противоречивым процессом консолидации и интеграции многих признаков, формирование которых требовало их координации и с организацией, унаследованной от предков, и между собой.

После того, как ароморфная группа расширит свою адаптивную зону, начинаются освоение новой зоны и адаптивная радиация в ней, т. е. дробление зоны на подзоны. Это означает, что группа перешла к алломорфозу — выработке частных приспособлений. Алломорфную эволюцию в новой адаптивной зоне, т. е. преобразования организации по мере изменений внешней среды, можно рассмотреть на примере акуловых рыб. Акулообразные сформировались в силурийском периоде, т. е. примерно 430—420 млн лет назад, и их эволюция продолжается до сих пор. В процессе эволюции получали преимущество разные группы: в палеозое максимальную численность имели остеодонты, в мезозое господствовали ортодонты. Дивергенция обоих подотрядов происходила постоянно, постоянно повышался уровень организации: прогрессивно развивались орган обоняния и обонятельные доли мозга, шла редукция числа жаберных щелей (от 7 пар до 5 пар), совершенствовалось размножение, вплоть до появления у ряда современных форм живорождения. И в то же время, сформировавшись к середине девона в группу пелагических хищников, акулы так и остались до сих пор в этой адаптивной зоне. Акулы представляют собой самую примитивную группу рыб, не имеющих гидростатического органа, окостенений осевого скелета, совершенной выделительной системы (продукт азотного обмена у них не мочевина, а мочевая кислота). Выдержать конкуренцию со всеми позднейшими группами рыб и вторичными вселенцами в моря (ихтиозаврами, зубатыми китами) акулы смогли, благодаря наличию многих частных приспособлений, т. е. за счет алломорфозов (идиоадаптаций).

Происходящую при алломорфозе смену одной адаптивной зоны на другую, равноценную, можно проиллюстрировать примером эволюции скатов. Скаты произошли от акул приблизительно в середине мезозоя. Как и бывает при смене, адаптивных зон, переходные группы в данном случае неизвестны. Скаты — такие же примитивные хрящевые рыбы, как и акулы, только приспособившиеся к придонному образу жизни. Острые зубы, свойственные акулам, у скатов слились в давящие пластинки, органом локомоции стали грудные плавники, разросшиеся вдоль всего тела, хвост превратился в руль и основной орган защиты (в отличие от хвоста других рыб, у которых он служит главным органом движения), рот и жаберные щели сместились на брюшную сторону тела, а глаза — на спинную. Разнообразие условий

адаптивной зоны скатов (дно океанов) не меньше, чем у акул (пелагиаль океана); в результате наблюдается богатая адаптивная радиация скатов в новой зоне.

Адаптивную радиацию можно наблюдать на примере большинства птиц (воробьиные, гусеобразные, ржанкообразные), у высших раков, моллюсков, высших растений. Алломорфоз — наиболее распространенный путь эволюции, эволюции по мере и вместе с изменениями среды. Такую эволюцию И. И. Шмальгаузен (1969) называл эволюционной стабилизацией, предполагая, что в этой фазе адаптациоморфоза выравнивается интенсивность стабилизирующего и движущего отбора. Необходимо подчеркнуть, что эволюционная стабилизация не тождественна стасигенезу Дж. Хаксли. Стасигенез — остановка эволюции (например, так называемые «живые ископаемые»), эволюционная стабилизация — смена адаптации по мере изменения среды. Поэтому неверно считать, что алломорфоз ведет не к биологическому прогрессу, а лишь к стабилизации. Алломорфоз — и причина стабилизации эволюции как процесса, и путь достижения биологического прогресса. Таким образом, оказывается, что алломорфоз, в свою очередь, понятие сборное, объединяющее минимум два типа эволюции.

В отличие от ароморфоза, который неизбежно сменяется алломорфозом, сам алломорфоз может продолжаться бесконечно долго, не обязательно переходя в специализацию. Специализация начинается лишь в тех случаях, когда возможно дальнейшее дробление адаптивной зоны. Естественно, что дивергенция в рамках общей адаптивной зоны приводит к суждению адаптивных зон дочерних филумов по мере увеличения их количества. Сужение адаптивной зоны вызывает повышение стенобионтности организмов, выработку специальных приспособлений, т. е. снижение мультифункциональности их органов. Неправильно рассматривать специализацию как более высокую приспособленность: это приспособленность односторонняя, только к своей узкой адаптивной зоне.

И. И. Шмальгаузен считал специализацию гетерогенным явлением, выделяя четыре ее типа: теломорфоз, гиперморфоз, катаморфоз и гипоморфоз. В действительности типов специализации гораздо больше. Классификация И. И. Шмальгаузена, очевидно, не охватывает всех существующих форм специализации, но основу для анализа дает.

Наиболее распространенный тип специализации, видимо, **теломорфоз. К теломорфозу относятся специализация по питанию, возникновение особых защитных приспособлений и другие случаи явного сужения адаптивной зоны.** Примеры подобных узкоспециализированных групп — муравьеды, колибри, нектарницы, палочники, богомолы, корабельный червь, орхидеи и т. д. Теломорфная специализация позволяет группе выйти из конкуренции с параллельными филумами: группа оказывается приспособленной к очень узкой зоне, но зато приспособленной хорошо, т. е. био-

логически прогрессивной. В то же время, поскольку биологический прогресс — это увеличение численности, в узкой адаптивной зоне будет усиливаться внутригрупповая конкуренция. В результате пойдет жесткий отбор тех уклонений, которые обеспечивают дальнейшее приспособление к этим узким условиям. Все отклонения от этого типа будут снижать относительную приспособленность и, следовательно, элиминироваться. В данном случае действует правило, сформулированное Ш. Депере (1915): **группа, вставшая на путь специализации, эволюционирует только в сторону дальнейшей специализации.** После того, как группа специализировалась, т. е. освоила данную зону, начинает преобладать стабилизирующий отбор, и темпы эволюции этой группы снижаются.

В период специализации при интенсивном движущем отборе происходит обеспечивающая ее быстрая перестройка органов и их систем. В результате часть систем оказывается эволюционно продвинутыми, часть — отстающими, т. е. возникает гетеробатмия. При последующем замедлении темпов эволюции (преобладании стабилизирующего отбора) создается возможность усовершенствования системы координаций в соответствии со строением специализированных органов, что снижает эволюционную пластичность. Это ставит группу под угрозу вымирания. Ш. Депере считал, что специализация всегда ведет к вымиранию. Это неверно. Возможны три варианта судьбы теломорфных филумов.

При резких изменениях условий группа не успевает переспециализироваться и вымирает. При сохранении среды неизменной таксон продолжает существовать в своей узкой адаптивной зоне. Следовательно, второй результат теломорфоза — персистирование (переживание без изменения). Так и сохраняются «живые ископаемые» типа лингулы, гаттерии и т. п. Гаттерия сохранилась в Новой Зеландии благодаря тому, что там не было хищных млекопитающих, но едва не была уничтожена завезенными домашними кошками. Следует отметить, что распространенное представление о редкости живых ископаемых во многом обусловлено неполнотой палеонтологической летописи. Так, в балтийском янтаре (возраст 40 млн лет) обнаружено около 10 видов современных насекомых, в том числе малая комнатная муха *Fannia canicularia*. Третьим результатом теломорфоза может быть создание условий для нового ароморфоза (Гиляров, 1949; А. С. Северцов, 1972). По достижении специализации замедление темпов эволюции группы обеспечивает возможность координированных преобразований организации, в частности, появления и таких систем, которые окажутся адаптивными не только в данной адаптивой зоне.

Второй выделенный И. И. Шмальгаузеном тип специализации — **гиперморфоз — переразвитие, гигантизм.** Общеизвестны гигантские динозавры: 30-метровые травоядные диплодоки и бронтозавры, 10—15-метровые тиранозавры и гадрозавры. Гигантизм распространен в очень многих группах жи-

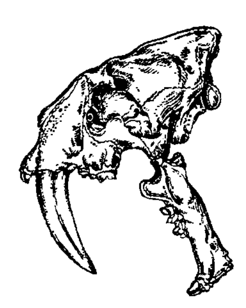
вотного и растительного царств. Хорошо известны огромные млекопитающие третичного периода, современные усатые киты, а также растения-гиганты — секвойи и баобабы. В карбоне жили *Palaeodyctyoptera* — похожие на стрекоз насекомые с 1,5-метровым размахом крыльев. В перми встречались 5—7-метровые амфибии. В настоящее время существуют глубоководные нематоды длиной до 8 м, на острове Сулавеси водятся почвенные олигохеты, достигающие 5-метровой длины.

Почему же гигантизм — это специализация? Среди гигантов встречались хищники, травоядные и всеядные формы. Дело в том, что гигантизм может возникнуть только при высокой обеспеченности кормом. На бедной или колеблющейся кормовой базе он невозможен. Следовательно, гигантизм — сужение адаптивной зоны, т. е. стенобионтность по питанию, но не по спектру кормов, а по их количеству. Причины гигантизма различны. У растений это, возможно, конкуренция за свет при обеспеченности водного и минерального питания, для позвоночных — скорее всего сопряженная эволюция хищника и жертвы при обеспеченности последней кормом. Если размеры жертвы достаточно велики, так что находятся на грани недоступности для хищника, хищники переходят на питание молодыми животными. В таком случае, идет отбор на увеличение темпов роста и, тем самым, на возрастание размеров тела жертвы. Но и у хищника также происходит отбор на увеличение размеров тела и ускорение роста.

И. И. Шмальгаузен относил к гиперморфозу не только гигантизм, но и переразвитие отдельных органов, например, клыков у саблезубых кошек (рис. 109),



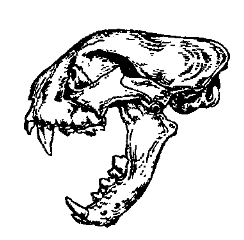
Holophoneus (олигоцен)



Smilodon (миоцен)



Dinictis (олигоцен)



Pseudoaelurus (плейстоцен)

**Рис. 109.** Параллельное возникновение гиперморфоза развития верхних клыков у саблезубых кошек (из Яблокова, Юсупова, 1989)

рогов гигантского оленя, бивней у мамонтов и т. п. Переразвитие клыков у саблезубых кошек или рогообразных выростов у титанотериев — переходный случай между гигантизмом и переразвитием отдельных органов.

Возрастание размеров жертвы может привести не только к увеличению роста хищников, но и к усиленному развитию средств нападения. Точно так же у жертвы могут совершенствоваться защитные приспособления, например, воротники цератопсов или пластины на спине стегозавров.

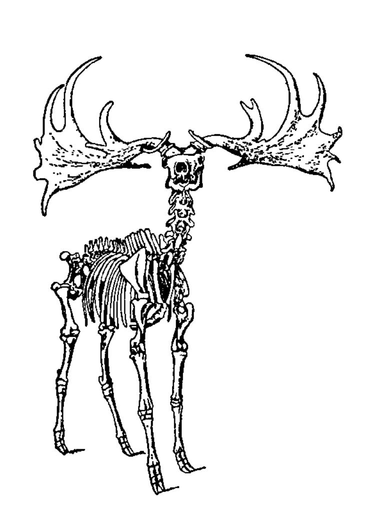


Рис. 110. Скелет торфяного оленя Megaloceros, размах рогов около 2,5 м (из Раупа, Стенли, 1974)

Некоторые случаи переразвития, например бивни мамонта, рога ирландского торфяного оленя *Megalocerus* (рис. 110), не вписываются в схему эволюции пары хищник — жертва. Эти гиперморфозы присущи одному полу животных и, видимо, представляют собой результат полового отбора. Переразвитие вторичных половых признаков связано с другими случаями гиперморфоза общим свойством — дискоординацией частей организма. Это позволило И. И. Шмальгаузену (1969) считать, что гиперморфозы приводят к снижению конкурентоспособности и вымиранию группы. Однако С. А. Северцов (1951) исключал переразвитие вторичных половых признаков из путей специализации, поскольку этот гиперморфоз не характеризуется снижением эврибионтности.

Третий тип специализации, выделенный И. И. Шмальгаузеном — **катаморфоз, или общая дегенерация, связан с утратой потомками ароморфозов, приобретенных предками.** Среда обитания седентарных и паразитических форм необычайно проста, очень небольшое количество факторов влияет на организм. Это наглядно видно на примере эндопаразитов, у которых основные функции обеспечения организма пищей и защиты от внешних воздействий берет на себя хозяин, паразитам остается, главным образом, репродуктивная функция (Упрощение связей со средой свойственно не только катаморфной, но и телеморфной специализации. При теломорфозе также происходит развитие одних систем и отставание других, хотя и менее ярко выраженное: сужение адаптивной зоны — это в значительной мере упрощение среды обитания).

Примеры паразитизма ясно показывают, что катаморфоз — это именно биологический прогресс: несмотря на крайнее упрощение организации, паразиты процветают, хотя на них направлен весь арсенал современной ме-

дицины. Вместе с тем катаморфоз — это сужение адаптивной зоны: стоит исчезнуть одному из хозяев паразита, и он вымрет. Среди седентарных организмов часто встречаются древние по своему происхождению таксоны, дожившие до наших дней — катаморфные ветви эволюции представляют собой перистожаберные, брахиоподы, погонофоры — которые сохранились благодаря простым и стабильным отношениям со средой.

Последний из разобранных И. И. Шмальгаузеном типов специализации — **гипоморфоз — неотения, выпадение взрослой стадии.** Что это специализация, понятно, поскольку неотеничные формы теряют всю ту часть адаптивной зоны, которую занимал взрослый организм. Гипоморфоз — это экологическая специализация, но в то же время морфологическая деспециализация — выпадение новейших анаболий, утрата специализированных приспособлений. Такая деспециализация может создать почву для нового ароморфоза, как это и показал Г. де Бер (1930) в теории педоморфоза.

Смена фаз адаптациоморфоза вполне закономерна: если в основе возникновения данного таксона лежит ароморфоз, то освоение этим таксоном новой, более широкой (по сравнению с предками), адаптивной зоны знаменует переход к алломорфозу, алломорфоз же часто сменяется специализацией. Однако нетрудно заметить, что по мере смены фаз адаптациоморфоза возрастает неопределенность дальнейшей судьбы таксона. В эволюции данного таксона за ароморфозом всегда следует алломорфоз, который, однако, не обязательно сменяется фазой специализации: он может и продолжаться неограниченно долго. Специализация, как это показал И. И. Шмальгаузен, многообразна, но отнюдь не всегда сопряжена с вымиранием специализированного таксона. Специализированные группы, в зависимости от конкретных условий, либо переходят к персистированию и неограниченно долго существуют в этом состоянии, либо вступают в новый период ароморфоза (во всяком случае теломорфные и гипоморфные филумы).

А. Н. Северцов (1939) и И. И. Шмальгаузен (1939) считали, что новый ароморфоз возникает на основе алломорфной (идиоадаптивной) организации исходного таксона. Однако, по-видимому, лишь специализация может дать начало новому ароморфозу при условии, что она происходит в адаптивной зоне, граничащей со свободной адаптивной зоной, не занятой другими таксонами, и существуют экологические причины, заставляющие специализирующуюся группу перейти границу этих зон (А. С. Северцов, 1978).

Таким образом, теория главных направлений эволюции содержит наиболее общую характеристику тех путей, которыми, осуществляется адаптация организмов к внешним условиям. Путь, по которому идет данная систематическая группа, определяется в равной мере организацией составляющих ее особей и существующими в данный момент времени экологическими факторами, в первую очередь конкуренцией с другими группами, находящимися на том же уровне организации.

Раздел IV

# ЭВОЛЮЦИЯ ЭКОСИСТЕМ

Эволюция экосистем, наибольшей из которых является биосфера земли, самый трудный для изучения и потому, наименее разработанный раздел эволюционной теории. По своему значению этот раздел равновелик теориям микроэволюции и макроэволюции. Как сказано в начале этой книги, при возникновении жизни одновременно сформировались три уровня ее организации: индивидуальный (онтогенетический), популяционно-видовой и экосистемный. Популяция про- или протобионтов в окружающей среде — это простейшая экосистема.

Трудность изучения эволюции экосистем обусловлена многими причинами: продолжительностью их существования, сравнимой с продолжительностью существования видов, составляющих эти экосистемы; постоянством макроорганизации, три основные трофические уровня — продуценты, консументы и деструкторы, сформировались на ранних этапах эволюции биосферы; подвижностью структуры сукцессий и их пространственных границ, что крайне затрудняет палеонтологические исследования в этой области; трудностью эволюционной интерпретации огромного арсенала данных по структуре и функционированию современных экосистем, обусловленной особенностями их организации (см. ниже).

В результате, несмотря на то, что проблема эволюции экосистем поставлена еще в 1916 г. Клементсоном, а разработку ее начал в 1928 г. акад. В. Н. Сукачев, до сих пор существуют только отдельные обобщения, но не целостная теория эволюции многовидовых сообществ. Неслучайно в литературе 80—90-х годов XX в. можно прочесть полный спектр мнений, от отрицания существования специфических закономерностей эволюции экосистем, до точки зрения, согласно которой латеральный перенос генов с плазмидами или умеренными вирусами формирует единый генофонд биосферы, эволюционирующей как единое целое. Как при этом сохраняется видовая специфичность компонентов биосферы, автор этой гипотезы не объяснял.

Для того, чтобы выявить особенности организации экосистем, определяющие своеобразие их эволюции, ниже приведена краткая характеристика организации многовидовых сообществ. Так же как и глава о борьбе за существование, эта характеристика повторяет сведения по экологии, содержащиеся в соответствующих руководствах. Однако она служит основой тех эволюционных закономерностей, разработке которых мы обязаны, главным образом, отечественным биологам: В. Н. Сукачеву, Ю. И. Чернову, В. В. Жерихину, Г. М. Длусскому и многим другим. Эволюция биосферы как целого, здесь не будет рассмотрена. Закономерности этого процесса неизвестны. Сама реконструкция глобального экогенеза является результатом высокого уровня теоретических обобщений данных множества естественных наук — от геофизики и исторической геологии до палеонтологии и популяционной генетики.

## Глава 13

# ФИЛОЦЕНОГЕНЕЗ

## 13.1. Своеобразие экосистемного уровня организации

В. Н. Сукачевым были введены термины биоценоз и биогеоценоз. **Биоценоз — это комплекс взаимодействующих популяций разных видов, совместно обитающих на данной территории.** Биоценоз включает все три компоненты: продуцентов, консументов и деструкторов. Каждая популяция занимает в нем свою реализованную экологическую нишу. Считается, что чем больше видов входит в состав биоценоза, тем плотнее «упаковка» экологических ниш. **Термин биогеоценоз подразумевает взаимодействие биоценоза с абиотическими факторами. В биогеоценозе осуществляется полный круговорот вещества и энергии.** Сукачев рассматривал биогеоценозы как элементарные сообщества, обеспечивающие внутри себя этот круговорот. Не только абиотические факторы определяют состав биоценоза. В процессе сукцессии биоценоз модифицирует абиотические факторы и биокосные компоненты (почву, химический состав воды пресных и соленых водоемов и т. п.). Заключительные стадии сукцессий — субклимакс и климакс ассоциации наиболее долговечны и устойчивы. Однако, согласно Разумовскому (1981), они наименее устойчивы к экзогенным воздействиям, таким как изменение климата или антропогенные факторы.

Понятие экосистемы менее определенно. Оно означает любое сообщество взаимодействующих популяций разных видов и их абиотическую среду. Поэтому, экосистемой можно назвать и природно-климатическую зону, т. е. биом высокого ранга, и население деструкторов коровьей лепешки.

Многие авторы подчеркивают низкий уровень целостности — низкую интегрированность экосистем. Понятие целостности относится к важнейшим понятиям биологии. Однако мера целостности и относительно организма (любой стадии онтогенеза), и относительно популяции и вида, и относительно многовидовых сообществ остается интуитивной. Представление К. Бэра о том, что интегрированность тем выше, чем выше дифференциация, видимо, приложимо к организменному уровню, но и здесь количественные оценки не разработаны.

Относительно целостности трех основных уровней организации: онтогенетического, популяционно-видового и биоценотического можно предложить довольно простой тест, показывающий интегрированность на каждом из этих уровней. Восстановление целостности на организменном уровне при ее нарушениях — регенерация и (или) восполнение естественной гибели

соматических клеток происходит исключительно за счет деления собственных клеток организма. Восстановление целостности популяций при сокращении их численности, и тем самым, структуры происходит из двух источников: размножение выживших особей, в конечном итоге — деления половых клеток, и иммиграции особей из соседних популяций. Восстановление биоценозов при их частичном или полном разрушении экзогенными факторами происходит исключительно за счет иммиграции на данную территорию популяций тех видов, которые способны существовать в данном абиотическом и биотическом окружении. Поскольку, на экологических временах естественное заселение нарушенных территорий происходит за счет популяций видов, обитающих в пределах радиусов, допускающих их миграцию, набор иммигрантов (включая покоящиеся диаспоры) неслучаен. Таким образом, интегрированность экосистем действительно ниже интегрированности популяций, что является причиной того, что биоценозы всегда формируются из готовых компонентов — популяций уже существующих видов. Последнее служит одним из аргументов тем авторам, которые отрицают само существование эволюции экосистем.

Пионерные сообщества закономерно адаптированные к данному типу нарушений составляют начальные стадии сукцессий. Таковы, например, сообщества, осваивающие пляжи и береговые дюны рек лесной зоны, таковы начальные стадии сукцессий на вырубках и гарях, обычно заселяемых кипреем и вейниками. Эти ассоциации затем закономерно сменяются следующей стадией сукцессии.

В том случае, если осваиваются местообитания ранее не существовавшие на данной территории, их заселяют виды лишь преадаптированные к новым условиям, но не коадаптированные друг с другом. Так, население океанических островов состоит из видов, которые оказались на них в результате активной или пассивной миграции. Население зернохранилищ — зерновые клещи, жуки слоники (Curculionidae), домовые мыши и немногие другие виды — потребители зерна связаны между собой только экологически, но не эволюционно. Фауна урбанизированных территорий представляет собой смесь синантропных видов (голуби, крысы и т. п.) и остатков фауны, сохранившихся на данной территории (полевки, лесные мыши, лягушки и т. п.). Жерихин (1997) предложил называть такие сообщества группировками. Группировки отличаются от сформировавшихся экосистем тем, что существование каждого из их компонентов в данном сообществе основано исключительно на адаптациях, приобретенных в ходе предшествующей эволюции. В сформировавшихся сообществах, на любой стадии их сукцессии взаимодействие компонентов обусловлено еще и их коадаптацией (коадаптивной эволюцией, коэволюцией), т. е. взаимным приспособлением друг к другу. Поэтому целостность коадаптированных сообществ, по-видимому выше, чем группировок. Однако и группировки и любые эта-

пы сукцессий коадаптированных биоценозов формируются из готовых компонентов. Между стадиями сукцессии и между экосистемами, последовательно сменяющимися в геологическом времени (например, сообществами голосеменных первой половины мелового периода и сообществами покрытосеменных его конца) нет генетической преемственности, эквивалентной существующей между поколениями эволюционирующей популяции.

Однако существует структурная преемственность, аналогичная преемственности стадий эпигенетических процессов онтогенеза, когда пространственные и функциональные взаимодействия данного этапа развития определяют закономерный переход к следующему этапу. В этом смысле сукцессионный ряд данного биоценоза сопоставим с онтогенезом особей, а смена сукцессионных рядов — с филогенезом (Жерихин, 1997). Эволюционирующей единицей с этих позиций рассматривается полный сукцессионный ряд (Дымина, 1984; Жерихин, 1997 и др.).

Сукцессии в сформировавшихся сообществах происходят медленно. От начала зарастания песчаной дюны на берегу озера Мичиган до климакс-ассоциации — высокоствольной дубравы проходит около тысячи лет. Примерно такое же время занимает полное восстановление чернозема, уничтоженного антропогенными факторами, где-нибудь в Курской или Воронежской области. Восстановление флористического облика целинной степи занимает около двухсот — трехсот лет. Примерно с той же скоростью восстанавливаются климакс-ассоциации южной тайги после пожаров или вырубок. Более крупные перестройки, такие как формирование природно-климатических зон занимают тысячи и десятки тысяч лет. Так, зона тундры сформировалась в конце последнего ледникового периода, закончившегося 8—15 тысяч лет назад. Во время самого оледенения, южнее границы ледника существовали только элементы тундры, основные же пространства были заняты тундростепью, т. е. не были заболочены, и были покрыты злаковыми фитоценозами, за счет которых существовала мамонтовая фауна: мамонт, шерстистый носорог, северный олень, антилопа сайга, дикая лошадь и др. виды. Потепление климата и увеличение его влажности уничтожило тундростепи. Специализированные виды, такие как мамонт и шерстистый носорог вымерли. Сохранился только овцебык. Остальные компоненты зооценоза стали членами разных биомов. Так, северный олень освоил тундру, а сайга и дикая лошадь — настоящие степи и полупустыни. Возможность подобной перекомпановки экосистем, обусловленная степенью эврибионтности (и преадаптированности), их компонентов подчеркивает положение, сформулированное еще в 1938 г. Кашкаровым: облик экосистем определяют не виды — их компоненты, а жизненные формы. В перигляциальных степях Евразии господствовали мамонт и шерстистый носорог, а в современной африканской саванне играют весьма важную роль африканский слон и носорог.

## 13.2. Что считать эволюцией экосистем?

Экосистемам свойственны два механизма, обеспечивающие преемственность их структуры во времени: общеизвестный генетический механизм, действующий на популяционно-видовом уровне, т. е. в череде поколений каждой популяции, входящей в биоценоз и структурная «наследственность», действующая на уровне экосистемы как целого. Отсюда два подхода к интерпретации механизма эволюции многовидовых сообществ. В. Н. Сукачев считал, что филоценогенез происходит по мере эволюции видов, составляющих биоценоз. Жерихин (1997) дополнил это представление, обосновав тезис о том, что необратимость и воспроизводимость структурной реорганизации экосистем основана на внедрении (трансгенезе) новых видов, выпадении видов (элизии) или смене доминантных видов (эзогенезе). Подобные экогенетические перестройки не менее важны, чем специогенез (видообразование), и могут происходить достаточно быстро, сохраняясь затем уже в геологическом времени. При этом надо учитывать, что абиотические условия являются ограничителем, создающим возможность или не допускающим биологические перестройки. Поэтому Жерихин рассматривал эволюцию экосистем, как эволюцию их биологической составляющей, для которой абиотическая компонента служит фоном.

При подходе к эволюции сообществ как экогенетическому процессу возникают два затруднения. Во-первых, интуитивно понятно, что далеко не всякое выпадение видов, их внедрение или смена доминантов следует рассматривать как эволюционное событие. В конце XIX в. почти на всей территории зоны тайги Евразии были уничтожены лось, бобр и соболь. Однако эта элизия по сути дела никак не повлияла на экосистему тайги. В 30—50-х годах XX в. в европейскую часть России были интродуцированы американская норка *Mustela vison*, ондатра *Ondatra sibetica* и ряд других видов. Этот трансгенез тоже очень слабо повлиял на структуру населения лесной зоны. Подобных примеров можно привести еще довольно много. Иногда они связаны с существенными экологическими коллизиями. Таковы акклиматизация в Австралии кроликов и кактуса опунции или распространение в Северной Америке зверобоя пронзеннолистного. Однако, в большинстве случаев акклиматизация либо не удается, либо акклиматизируемые виды, или виды расширяющие свой ареал, осваивают не естественные экосистемы, а территории более или менее измененные антропогенными воздействиями. Это относится и к растениям-продуцентам, и к животным-консументам. Сказанное еще раз подтверждает, что на структуру сообществ влияют прежде всего не виды, а жизненные формы. И кролики (плацентарные млекопитающие), и кактусы явились для австралийских экосистем новыми жизненными формами.

Следовательно, специогенез как таковой тоже не способен привести к существенной перестройке биоценозов. Новые жизненные формы выкристаллизовываются в процессе филогенеза, и период их становления занимает десятки миллионов лет. Выше была отмечена медленность становления ароморфной организации. Однако и алломорфные жизненые формы требуют длительного периода для их становления. Филогенез непарнокопытных от пятипалого *Palaeoterium* до однопалого *Hypparion* занял около 45 млн лет.

Таким образом, оба механизма филоценогенеза, и специогенез и экогенез влияют на структуру экосистем в том случае, когда они связаны с возникновением и распространением новых жизненных форм. В этом смысле оба механизма эволюции сообществ тесно связаны между собой и с макроэволюцией. В процессе филоценогенеза возникают новые жизненные формы. Они меняют облик и тех экосистем, в которых они формируются, и тех экосистем, в которые они могут внедриться. Тем не менее, оба механизма удобно рассмотреть по отдельности, так как специогенез связан с эволюцией in situ, а экогенез как таковой с освоением новых территорий, т. е. с перестройкой экологических ниш.

*Специогенез*

В начале книги нами был рассмотрен, предложенный Шмальгаузеном, элементарный эволюционный цикл, в котором регулируемым блоком является эволюционирующая популяция, а регулятором — биогеоценоз (в понимании Сукачева). Канал прямой связи работает на молекулярном уровне. По нему передается генетическая информация о состоянии биогеоценоза: размножаются особи, прошедшие естественный отбор, т. е. соответствующие по своим адаптивным свойствам тому сообществу, членом которого является данная популяция. Канал обратной связи работает на фенотипическом уровне. В процессе борьбы за существование на каждой стадии онтогенеза, биогеоценоз «узнает» на сколько адаптивна каждая особь следующего поколения популяции.

Эта модель микроэволюции легко преобразуется в модель специогенеза. Действительно, данная популяция, являясь объектом регуляции, одновременно является компонентом регулятора (биогеоценоза) для любой другой популяции этого сообщества. Поэтому любое эволюционное изменение данной популяции изменит условия регуляции для всех других популяций, которые вынуждены будут адаптироваться к новым условиям.

Изложенная модель специогенеза очень обща и абстрактна. Поэтому следует рассмотреть ряд уточнений, приближающих ее к реальности. Биогеоценоз это территориальное объединение видов, состоящее из ценопопуляций этих видов. Единицей микроэволюции считается локальная популяция. Границы ценопопуляций и локальных популяций не совпадают.

Сосны *Pinus silvestris* на песчаных дюнах и на сфагновом болоте, соседствующим с бором на дюнах, принадлежат к разным ценопопуляциям, но к одной локальной популяции. Для большинства видов грызунов характерно выселение молодых особей в субоптимальные местообитания, где они образуют самостоятельные поселения (популяции) в других биоценозах и т. д. и т. п. Поэтому изменения в одном биоценозе неизбежно скажутся на соседних сообществах. Волна микроэволюционных изменений охватит не биоценоз, как таковой, а комплекс связанных между собой сообществ, т. е. биом более высокого уровня, возможно целую природно-климатическую зону, включающую ареалы видов эдификаторов данного биогеоценоза. Этот вывод соответствует представлению об отсутствии резких границ биогеоценозов. Конечно, экосистема замкнутого водоема (озера или пруда) ограничена его берегами. Однако, для проточного водоема границы этого биогеоценоза уже не столь очевидны.

В биоценологии сосуществуют две концепции. Сукачев, Разумовский и многие другие геоботаники рассматривали биогеоценозы как относительно дискретные многовидовые комплексы. Раменский и его последователи, напротив, подчеркивали континуальность изменений состава фитоценозов. Обе точки зрения справедливы. В бесконечном разнообразии локальных сообществ легко подобрать примеры, иллюстрирующие любую из них. Нельзя указать лишь совершенно дискретную и непреодолимую границу между соседними экосистемами. Даже реконструированная московская кольцевая автодорога, на которой встречные полосы разделены метровой бетонной стеной, а обе стороны соединены висячими переходами, не непреодолима не только для летающих животных и диаспор растений и грибов, но и для многих нелетающих животных, преодолевающих эту преграду под мостами через реку Москву и ее притоки, а также по полосам отчуждения железных дорог. Обмен мигрантами приводит, как уже сказано, к тому, что специогенез охватывает не один биоценоз, а обширные территории.

Вместе с тем существует ряд факторов и популяционной и биоценотической природы замедляющих и, возможно, приостанавливающих процессы специогенеза. На популяционном уровне этими факторами являются конрбаланс векторов отбора и внутривидовое разнообразие, от сбалансированного полиморфизма до подвидов и экологических рас. Оба фактора стабилизируют положение популяций и видов в том ценотическом окружении, в котором они существуют. Поэтому слабые возмущения состояния регулятора — биоценоза не приводят к эволюционным последствиям.

Основным биоценотическим фактором, сдерживающим специогенез, является сложная структура многовидовых сообществ. В задачу данного раздела не входит описание различных аспектов структуры сообществ, таких как синузии, консорции, гильдии, ассамблеи и т. п. Они излагаются в руководствах по биоценологии. С точки зрения эволюции, основное значение

факторов сдерживающих специогенез на каждой стадии сукцессии имеют коадаптивные комплексы (Длусский, 1981) — комплексы видов в результате предшествующей коадаптивной эволюции, связанных между собой более тесно, чем с другими подобными комплексами. Коадаптивные комплексы могут состоять и из видов, находящихся на разных трофических уровнях биоценоза и из видов одного трофического уровня, связанных только конкурентными отношениями. Примером первого могут служить энтомофильные растения и насекомые, опыляющие эти растения.

Примером коадаптивного комплекса конкурирующих видов могут служить виды муравьев, обитающие на сазовом солончаке в Кызылкумах (Длусский, 1981). Общая численность и биомасса муравьев значительна — 656 г/га. Ее составляют 5 видов: карпофаги (семеноядные) *Cardiocordila uljanini* со средней массой тела р = 0,07 мг и *Monomorium kusnezovi* р = 0,44 мг. Эти два вида делят между собой ресурсы семян пустынных растений: *C. uljanini* питается мелкими семенами, а *M. kusnezovi* — крупными. Другие три вида питаются животной пищей. Мелкий *Tapinoma karavaievi* (р = 0,44 мг) поедает только трупы других насекомых. Крупный *Catagliphis aenescens* (р = 1,80 мг) охотится и поедает трупы, но охотится только днем, а еще более крупный *Campanotus turcestunicus* (р = 6,36 мг) охотится только ночью. Виды карпофагов поделили между собой ресурсы семян, а зоофаги — ресурсы белковой пищи. Очевидно, что мелкий карпофаг не может есть крупные семена, а крупный карпофаг тратил бы слишком много сил, чтобы наесться мелкими семенами. Аналогично каждый из трех видов зоофагов занимает свою трофическую нишу и конкуренция между ними минимальна. Экологические взаимодействия между комплексом из двух видов карпофагов и трех видов зоофагов могут быть топическими, но не трофическими. Поэтому эволюционное изменение одного из видов внутри комплекса затронет других ее членов, но не соседний комплекс. Структурированность биоценоза препятствует специогенезу.

Коадаптивные комплексы не только замедляют специогенез, но и направляют, канализируют этот процесс. Каждый из видов — членов комплекса приспособлен в своей трофической нише лучше, чем его конкуренты. Поэтому дальнейшая эволюция каждого из этих видов более вероятна в направлении совершенствования потребления уже освоенных пищевых ресурсов, чем в направлении смены или расширения их диапазона. Этому препятствует конкуренция со стороны вида, занимающего соседнюю трофическую нишу и столь же хорошо в ней приспособленного. В то же время дальнейшее приспособление к использованию определенного ресурса приведет к ослаблению межвидовой конкуренции, то есть к усилению коадаптированности членов комплекса.

Таким образом, в сформировавшемся биоценозе специогенез происходит медленно, а эволюция видов, популяции которых входят в те или иные ста-

дии сукцессии направлена, главным образом, на их коадаптацию. Такую эволюцию Красилов (1969) назвал когерентной, в отличие от некогерентной быстрой эволюции, свойственной популяциям — членам группировок во время экологических кризисов (см. ниже).

### *Экогенез*

Выше сказано, что вторым аспектом необратимой и воспроизводящейся перестройки экосистем является экогенез: внедрение новых видов или выпадение их из структуры сообществ. Обсуждение этого процесса требует ответа на вопросы: какие виды могут внедриться в сформировавшееся сообщество? И какие особенности структуры экосистем допускают такое внедрение?

Понятно, что вид, осваивающий новую экологическую нишу должен быть к ней преадаптирован, то есть должен обладать какими-то особенностями, позволяющими ему начать адаптацию к новым условиям. Длусский (1981) и Чернов (1984) показали, что источником пополнения состава сообществ служат виды, обитающие в интрастациальных или интразональных биотопах. Эти термины означают местообитания, свойственные не только той экосистеме в которой они находятся, но и другим экосистемам. Например, злаковые ассоциации растений есть в тундре, лесотундре, тайге. Луговая пойма долины реки может прорезать несколько природно-климатических зон, от лесостепи до северной тайги. Песчаные дюны характерны для берегов многих крупных рек, морских побережий и берегов озер независимо от географической широты, на которой они встречаются. Каменные осыпи встречаются во всех высотных поясах гор, сфагновые болота с клюквой распространены в Западной Сибири от северной тайги до южной границы лесостепи и т. д. и т. п.

Виды подобных биотопов служат материалом для освоения новых адаптивных зон и внедрения в новые сообщества. Так, фауны муравьев пустынь палеарктики формировались в значительной степени за счет видов, обитающих на дюнах и осыпях. Сами виды, занимающие интразональные биотопы формируются в процессе освоения новой адаптивной зоны. Как сказано выше, внедрение в новую зону сопряжено с адаптивной радиацией. Конкуренция между вселенцами вытесняет некоторые из них в менее благоприятные аберрантные субзоны, частным случаем которых и являются интразональные местообитания. Вторым источником формирования фауны муравьев среднеазиатских пустынь явилась иммиграция видов из других аридных регионов, в частности из Северной Африки. Такие миграции как правило связаны с изменениями климата, что облегчает преодоление мигрантами не свойственных им местообитаний.

Ответ на вопрос какие особенности экосистем позволяют тем или иным видам внедриться в их состав гораздо сложнее. Известно множество случа-

ев преднамеренной и непреднамеренной интродукции не увенчивавшихся успехом. Вселенцы не могли внедриться в сформировавшееся сообщество. Впрочем, известны и противоположные примеры (см. выше). Есть и логические затруднения. Для того, чтобы тот или иной вид мог стать членом биоценоза, в этом биоценозе должна существовать подходящая для него свободная экологическая ниша — «лицензия» (Левченко, 1984). Однако, по определению, ниша выделяется по тому виду, который в ней обитает, а биогеоценоз, тоже по определению — система, в которой происходит полный круговорот вещества и энергии. Поэтому в биоценозе нет неиспользуемых потоков вещества и энергии, а значит и свободных ниш. Однако новые виды внедряются в биогеоценоз, не только вытесняя хуже приспособленных аборигенов, как кролики в Австралии потеснили сумчатых, но и осваивая свободные или недоиспользуемые аборигенами ресурсы.

Биоценозы сильно различаются по количеству составляющих их видов. Общеизвестно, что биота тропических лесов, например, амазонской сельвы, разнообразнее биоты бореальных лесов. «Упаковка» реализованных ниш в тропиках плотнее, а виды, занимающие эти ниши более специализированны. Это объясняется большей стабильностью абиотических факторов, прежде всего климата, что стабилизирует ресурсы, создаваемые продуцентами и формирует прочную базу для специализации консументов по использованию ресурсов «предоставляемых» продуцентами. Нестабильность условий бореальных экосистем требует эврибионтности — адаптации к диапазону колебаний факторов среды. В результате ниши шире, а число видов меньше.

В ненасыщенные сообщества новые для них виды, по-видимому, могут внедриться с большей вероятностью, чем в сообщества с плотной упаковкой ниш, используя лицензии, обусловленные именно ненасыщенностью таких биоценозов. Акклиматизация обычно наиболее успешна в тех случаях, когда акклиматизируемый вид может использовать такую лицензию. Примером может служить акклиматизация северо-американского вида — ондатры *Onolatra sibetica* в Евразии. Ондатра питается отчасти водными беспозвоночными, но в основном околоводной, травянистой растительностью. Поэтому она не конкурирует с бобрами, питающимися, в основном, корой осины и ив. В настоящее время ондатра распространена по всей палеарктике, является важным объектом пушного промысла и типичным компонентом околоводных биотопов. Существует, однако, и противоположная точка зрения. Каландадзе и Раутиан (1984) предположили, что специализация создает некие лакуны в использовании ресурсов, так как каждый вид использует только те, которые соответствуют его специализации. Поэтому неспециализированные виды могут внедриться в сообщество специализированных форм, используя и эти лакуны и, в силу своей эврибионтности, успешно конкурируя со специалистами.

Внедрение нового вида приводит к перестройке экологических отношений в сообществе и, тем самым, создает новые ниши или влечет за собой внедрение целой консорции видов, связанных с вселением. У животных — это специфические экзо- и эндопаразиты, например, блохи, пухоеды, гельминты. Поэтому вселение создает новые ниши-лицензии. Подобная ситуация может иметь не только экогенетические, но и специогенетические последствия. М. С. Гиляров (1951) показал, что фауна проволочников и ряда других почвенных насекомых, также как сорные растения такие как лебеда и пырей возникли в процессе адаптации ценотического окружения к существованию на выбросах нор степных грызунов, главным образом, сурков и сусликов, то есть к существованию на постоянно обновляемых и перемешиваемых грунтах. Именно это приспособление преадаптировало сорняки и ряд видов насекомых к существованию на пахотных землях в качестве сорняков и вредителей сельского хозяйства.

Из вышеизложенного следует, что специогенез и экогенез в эволюции сообществ теснейшим образом связаны. В процессе специогенеза возникают новые виды, которые меняют экогенетические отношения в тех сообществах, в которых они сформировались и, при возникновении благоприятной ситуации могут внедряться в новые сообщества. С другой стороны проникновение видов в новые для них экосистемы меняет направление естественного отбора, стимулируя специогенез. При когерентной эволюции оба процесса происходят медленно. Динесман (1968, 1977) изучал методом датирования по $C^{14}$ возраст нор млекопитающих, главным образом, сурков и сусликов, а также песцов и ряда других видов. Анализ пыльцы и спор, захороненных при строительстве и чистке нор, анализ захороненных выбросами почв, костных остатков и т. п. позволяет реконструировать ценотическое окружение за время существования норы. Оказалось, что норы остаются обитаемыми в течение тысячелетий. Одна нора песцов в долине р. Поной на Кольском полуострове функционирует примерно 10 тыс. лет.

Следовательно, когерентная эволюция происходит еще медленнее. Отсюда можно заключить, что сорная растительность и сопутствующая ей фауна почвенных насекомых, то есть новые жизненные формы, возникшие на выбросах нор степных грызунов в аберрантных условиях, формировались во всяком случае не за тысячи, а за десятки, может быть сотни тысяч лет.

Показательно, что эти новые жизненные формы так и остались бы обитателями очень узкой адаптивной зоны, если бы не экологический кризис, вызванный антропогенным фактором — распашкой целинных степей, благодаря которой ценофобные обитатели выбросов нор стали сорняками, увеличив во много раз свою численность.

## 13.3. Экологические кризисы

Экологические кризисы разного масштаба не редкое явление в истории биосферы.

Масштабы их очень различны: от глобальных до локальных. Примером частной экологической катастрофы может служить извержение вулкана или селевой поток, уничтоживший биоту того ущелья, по которому он прошел. Антропогенные экологические кризисы имеют свою историю. Существует, например, гипотеза, что мамонтов и пещерных медведей съели наши неолитические предки. Эту гипотезу поддерживают немногие биологи. Гораздо более обоснованным является представление о том, что ассиро-вавилонская цивилизация пришла в упадок в результате неумелой ирригации месопотамской низменности, приведшей к засолению почвы. К сожалению, эволюционные процессы, обусловленные экологическими кризисами слабо изучены, поэтому ниже приведены два примера: локального (аральская экологическая катастрофа) и глобального (меловой биоценотический кризис). Эти примеры будут изложены более или менее подробно с целью показать общие черты кризисов и их эволюционные последствия.

*Аральский экологический кризис*

По мнению большинства гидробиологов, формирование Аральского моря (точнее озера, т. к. водоем замкнутый), началось на границе плейстоцена и голоцена. В течение голоцена Арал претерпел несколько сильных колебаний уровня. Последняя регрессия произошла приблизительно 600 лет назад. Согласно данным, собранным и обобщенным Н. И. Андреевым (1999) и С. И. Андреевой (2000, 2001). Современный облик биогеноценозов, до начала экологического кризиса определяли: соленость 10,2 ‰, резкие сезонные колебания температуры, от +26 °С летом до замерзания зимой, мелководность, не более 100 м. Вода отличалась высокой прозрачностью, до 24 м. Дно было покрыто зарослями макрофитов. Ихтиофауна включала около 20 аборигенных видов; бентос — 6 видов кольчатых червей, 5 видов высших ракообразных, 17 видов насекомых, главным образом, личинок ручейников и хиронамид, 11 видов и подвидов моллюсков. Аборигенные виды представлены, главным образом, эвригалинными, солоноватоводными и пресноводными формами.

Для повышения продуктивности Арала были акклиматизированы рыба и беспозвоночные для улучшения кормовой базы этих рыб. Всего в воды моря было выпущено 38 новых для него видов. Из них натурализовалось 8 видов рыб и 9 видов беспозвоночных, то есть 44% от числа попыток акклиматизации. Более 50% неудачных попыток иллюстрируют упомянутое выше «сопротивление» целостной структуры биоценозов инвазиям

чуждых им видов, а относительно высокий процент успешных акклиматизаций — ненасыщенность биоценозов Арала. Акклиматизация рыб, главным образом, бентофагов (семи видов бычков, салаки *Clupea harenqus membras* и атерины *Atherina boyeri caspia*) нарушила экологическое равновесие. Биомасса бентоса начала сокращаться по мере роста численности рыб. В 1956 г. она составила 29,9 г/м$^2$, а в 1966 г. — 9,3 г/м$^2$.

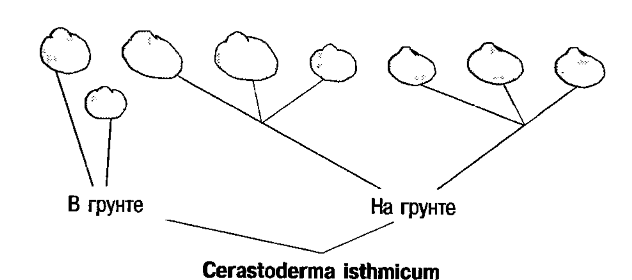
С 1961 г. началось усыхание Аральского моря. Оно обусловлено прекращением стока Амударьи и сокращением стока Сырдарьи, воду которых использовали на полив хлопковых полей. Как подчеркнула С. И. Андреева (2001) «той флоры и той фауны, описываемых как типично аральские исследователями конца девятнадцатого — середины двадцатого века (Берг,1908; Бенинг, 1934, 1935; Никольский, 1940; Яблонская 1960; Доброхотова 1971; Пичкилы 1971; Атлас ... 1974) в Аральском море больше нет; все генеративно-пресноводные и солоноватоводные виды водных растений, беспозвоночных и рыб вымерли, а их место занято небольшим числом интродуцированных эвригалинных морских видов, либо малочисленных ранее аборигенных эвригалинных и галофильных видов, либо вакантно»(с. 41). Нет и самого Аральского моря, как единого водного бассейна. В 1987 г. оно разделилось на два водоема: Малое море, подпитываемое Сырдарьей, и Большое море, не имеющее притока воды. Уровень моря понизился на 16 м, площадь сократилась на 45%. В августе 1992 г. была проведена последняя, полная гидрологическая съемка. Соленость возросла в Большом море до 36,5‰, а в Малом — до 28,7‰, против 10,2‰ до начала кризиса. На дне Большого моря началось осаждение солей карбонатов, образующих плотные корки на поверхности грунта. Зоопланктон начал вымирать по достижении солености воды 12—14‰, и процесс закончился при солености 25—28‰. Сохранились только 9 видов зоопланктона, причем основу его биомассы составляют веслоногий рачек *Calanipedia aquaedulcis* и личинки *Syndosmija segmentum*. Оба — акклиматизированные виды. Из 33 видов рыб выжили только 9. Биоразнообразие бентоса сократилось с 61 вида до 27 видов, но при этом биомасса зообентоса увеличилась с 9,3 г/м$^2$ в 1966 г. до 147,4 г/м$^2$ в 1981 г. Это, согласно Андреевой, обусловлено полной перестройкой трофических цепей. До усыхания основу продуктивности Аральского моря составлял детрит, поставляемый макофитами и используемый, в основном, зообентосом, которым питались рыбы. С гибелью макофитов основу продуктивности стал составлять фитопланктон и бактериопланктон, благодаря которому увеличилась мутность воды, и резко возросло количество биогенных элементов.

Таким образом, экологический кризис сложился из двух компонент: вселения ряда эвригалинных видов и резкого изменения абиотических условий. В результате вместо коадаптированных биоценозов возникли группировки, а вымирание как продуцентов, так и редуцентов создало лицензии.

Рис. 111. Форма и расположение раковин Cerastoderma isthmicum относительно грунта дна Аральского моря (из Андреевой, 2000)




Рис. 112. Адаптивная радиация Cerastoderma Аральского моря (из Андреевой, 2000)




Следствием этих экологических изменений стали выявленные Андреевой (2000, 2001) процессы некогерентной, быстрой эволюции, приведшие к возникновению четырех новых видов двустворчатых моллюсков.

*Cerastoderma isthmium* (*Cardium edule*) — аборигенный вид Аральского моря. До начала кризиса этот эвригалинный вид обитал в мелководных сильно осолоненных заливах на песчаных грунтах. Раковины этих моллюсков округлые, сильно вздутые, были полностью погружены в грунт (рис. 111). Вид был очень немногочисленнен. В более глубоких и менее осолоненных биотопах он не выдерживал конкуренции с другими Bivalvia. На илистых грунтах преимущество получали три вида *Hypanis*, имевшие более плоскую раковину. По питанию *Cerastoderma* конкурировали с акклиматизантами *Syndosmya segmentum*. Ниша прикрепленных сестонофагов — форм, фильтрующих органическую взвесь — была занята *Dreissena polymorpha* и *Dr. caspia*. Кроме того, оба вида дрейссен использовали раковины *Cerastoderma* как субстрат. Гроздья этих моллюсков буквально вдавливали церастодерм своей массой в грунт. Осолонение привело к вымиранию *Dreissena* и *Hypanis*. В результате освободились илистые грунты (топическая ниша) и трофическая ниша сестонофагов. Возникновение

лицензий привело к формированию шести хорошо выраженных новых морф *Cerastoderma isthmicum*, адаптировавшихся к существованию на илистых грунтах в разных частях Арала (рис. 112). Дальнейшее осолонение озера привело к образованию корок $CaCO_3$, покрывших илистое дно. В результате большинство морф, обитавших на илистом грунте, вымерли. Однако, освоение ниши сестонофагов, собирающих органическую взвесь над поверхностью дна, привела к глубокой трансформации выживших цератодерм. Они освоили поверхность грунта. В результате изменилась форма раковины, ставшая более плоской и вытянутой, опирающейся на грунт всего тремя точками. Увеличились сифоны, изменилось число ребер на раковине, изменилось строение замка. Параллельно происходила адаптация к высокой солености. В эксперименте современных церастодерм удается акклимировать к солености 80—90‰, вдвое большей, чем существующая в Большом море. Андреева (2000) подчеркнула, что по ряду таксономических признаков между исходной и вновь возникшей формами изменчивость не перекрывается, существует хиатус.

Заслуживает внимания колоссальная скорость эволюции *Cerastoderma*. Новый вид сформировался между 1970-ми и 1990-ми годами, всего за 20 лет. Подобные темпы эволюции, по-видимому, до сих пор никем не отмечались. Показано, что изменчивость всех исследованных признаков в процессе видообразования возросла настолько, что перекрывала видовые различия каспийских *Cardiidae*. В процессе этой эволюции возник целый веер более или менее четко классифицируемых морф. Эволюция церастодерм в Большом море шла симпатрично, видимо без участия какой-либо пространственной изоляции между популяциями исходного и дочернего видов. Планктонные личинки, прежде чем осесть на грунт переносятся на десятки километров в любом направлении. В то же время церастодермы — сестонофаги Большого и Малого морей, несмотря на сходство, обусловленное по мнению С. И. Андреевой канализацией онтогенеза, различаются, что может быть обусловлено как географической изоляцией, так и разной соленостью этих водоемов.

*Syndosmia* была завезена в Аральское море из Азовского в самом начале 60-х годов, и выпущена в один из заливов в количестве около 1 млн особей. Однако аральская вода богаче азовской ионами $Ca^{2+}$, поэтому потребовалось несколько лет адаптации к новым условиям. *Syndosmia* были обнаружены после вселения в том же заливе только в 1967 г. Таким образом акклиматизация этого вида совпала с началом экологического кризиса. Вымирание *Hypanis* в результате этого кризиса способствовало быстрому расселению синдосмий по всей акватории Арала. По мере расселения происходила и дивергенция моллюсков, обусловленная приспособлением к трем основным типам донных биотопов: тонкодисперсному илу, илисто-песчаному грунту и песчано-ракушечному грунту. Каждому типу грунта соответствует своя

форма раковины, толщина ее створок и строение замка. Отбор на адаптацию к новым условиям солености и к новым типам грунта был достаточно жестким. *Syndosmia* выметывает одновременно 7—12 тыс. икринок, и икрометание повторяется несколько раз за сезон, но только 1 из 300 планктонных личинок может метаморфизировать.

Три формы *Syndosmia* являются именно морфами, а не модификациями. На илисто-песчаных грунтах все три дискретные морфы встречаются совместно. На тонкодисперсных илах и на песчаном грунте морфа, свойственная илисто-песчаному грунту отсутствует (не выживает). Андреева назвала эти морфы — жизненными формами, отметив видовой ранг различий. Планктонные личинки двустворчатых моллюсков разносятся течениями по всему морю. Эволюция *Syndosmia* характеризуется теми же особенностями, что и эволюция *Cerastoderma* — чрезвычайно высокими темпами и повышенной изменчивостью в отсутствие пространственной изоляции. Она обусловлена, вероятно, лишь жестким отбором на адаптацию к грунту.

***Меловой биоценотический кризис***

Меловой биоценотический кризис охватил всю сушу Земли и привел к формированию кайнозойской биоты. В середине мелового периода аптеальбе за 10—15 млн лет произошла смена мезозойских сообществ голосеменных растений сообществами покрытосеменных. Поскольку, среди голосеменных отсутствовали травянистые растения, только после (или в ходе) этого кризиса смогли сформироваться такие биоты как саванна, прерии, степи, не говоря уже о луговых биоценозах. В современных пустынях из голосеменных существует только эфедра, в тропических лесах — лишь гнетиевые и вельвичные. Сообщества голосеменных — хвойные леса оттеснены в бореальные климаты. Только в результате смены мезофита (мезозойских сообществ голосеменных) кайнофитом (сообществами покрытосеменных) возникли макрофиты — водная растительность, заселившая пресноводные водоемы и многие морские побережья. Возникновение травянистой растительности, образующей дернину и легко заселяющей водоразделы (альпийский и субальпийский пояса горных массивов), изменили характер почвообразования и сократили сток биогенных элементов в пресноводные водоемы и Мировой океан. Это по мнению Топпан (цит. по Еськову, 2000) привело во второй половине мела к массовому вымиранию морских беспозвоночных. Вымерли мезозойские головоногие — амниоты и белемниты, вымерли крупные двустворчатые моллюски, вымерли многие семейства планктонных организмов: радиолярий, фораминифер, диатомей, коколидофорид. Погибло около 25% мезозойских семейств. Отложения кальциевых раковин зоо- и фитопланктона и обусловило то, что последний период мезозойской эры был назван меловым.

На суше вымирание флоры голосеменных сопровождалось массовым вымиранием мезозойских насекомых (рис. 113). Собственно анализ динамики вымирания насекомых в сочетании с данными палеоботаники послужил В. В. Жерихину материалом для реконструкции мелового кризиса. В разработке этой проблемы велик вклад А. П. Расницина, А. Г. Пономаренко, В. А. Красилова.

В общих чертах механизм мелового кризиса наземных комплексов в настоящее время представляется следующим: в конце юры появляются антофильные насекомые и энтомофильные голосеменные. Преимущество антофилии очевидно. Пыльца доставляется по назначению. Анемофилия связана с непродуктивной тратой гамет и снижением надежности оплодотворения.

Настоящие покрытосеменные обнаруживаются в отложениях нижнего (раннего) мела, в неокаме. В барреме и апте они еще немногочисленны, а в альбе их разнообразие резко возросло. Преимущество покрытосеменных заключалось не только в двойном оплодотворении, но и в том, что их завязь лучше защищена от повреждений насекомыми. В следующем за альбом геологическом веке сеномане цветковые уже господствовали. Этот процесс экспансии ангиоспермов подтверждается не только частотой находок остатков вегетативных частей растений, но и пыльцевым анализом.

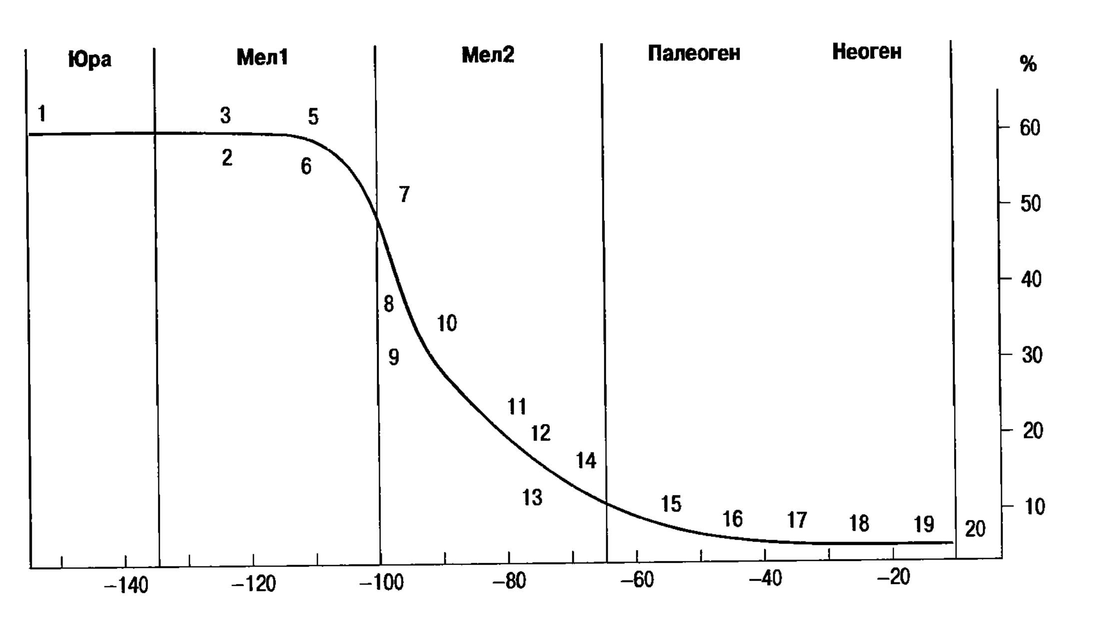



**Рис. 113.** Эволюция насекомых в мезозое: процент вымерших семейств от общего числа семейств насекомых в позднемезозойских и кайнозойских фаунах (по Жерихину, 1978).

Изменения фауны насекомых на уровне семейств начались в конце юрского периода (уровень семейств был выбран потому, что уровень родов и видов не информативен из-за неполноты палеонтологической летописи), т. е., вероятно, в связи с возникновением энтомофильных голосеменных и приспособлением насекомых к питанию пыльцой. Именно в это время возникают жизненные формы антофильных насекомых.

Жерихин показал, что ранние покрытосеменные образовывали группировки, заселявшие нарушенные биотопы — оползни, гари, прибрежье рек и т. п. Сохранению разрозненных и малочисленных популяций способствовала именно энтомофилия — адресный перенос пыльцы. Поселяясь на нарушенных местообитаниях ангиоспермы, тем самым, не допускали возникновения на них начальных этапов сукцессий голосеменных. Поскольку сукцессия представляет собой серию вполне закономерно сменяющих друг друга ассоциаций, выпадения начальной стадии прекращало весь сукцессионный цикл данного биотопа и создавало предпосылки для формирования сообществ покрытосеменных. Таким образом, группировки первых покрытосеменных, по-видимому, представляли собой интразональные (интрастациальные) ассоциации, занимавшие аберрантные адаптивные зоны. По терминологии Разумовского (1981) — это были ценофобные растения, которые, в отличие от ценофильных, не являлись членами коодаптированных сукцессионных серий. Постепенно, за 10—15 млн лет покрытосеменные вытеснили голосеменных. Вымерли и мезозойские насекомые.

Показательно, что в период апт-альбского вымирания насекомых число их семейств не увеличивалось. Биоразнообразие, соответствующее числу современных семейств восстановилось только в начале кайнозоя — в палеогене. Зато в середине мела среди палеонтологических находок вновь обнаруживаются насекомые, характерные для конца палеозойской — начала мезозойской эр. Эти реликтовые формы, фигурально выражаясь, стремились заполнить «экологический вакуум», возникший с вымиранием мезозойской энтомофауны. Бурная некогерентная эволюция в группировках антофильных насекомых быстро сформировала новые жизненные формы, такие как двукрылые, бабочки, перепончатокрылые и др. С прогрессом покрытосеменных и насекомых, вероятно, связаны начавшийся в меловом периоде биологический прогресс птиц, и начавшийся в палеогене биологический прогресс амфибий. Основу питания большей части современных амфибий составляют насекомые. В то же время ни сухопутные млекопитающие, ни рептилии, включая динозавров, ихтиозавров и водных мозазавров и плезиозавров в море не пострадали. Вымирание гигантских рептилий растянулось примерно на 25 млн лет, до самого конца мелового периода.

Таким образом, для мелового биоценотического кризиса характерны: возникновение некоадаптивных группировок, быстрая некогерентная эволюция их компонентов, для которой характерны не только специогенез,

но и становление новых жизненных форм. Как сказано выше именно жизненные формы определяют облик биоценозов. В процессе когерентной эволюции жизненные формы возникают медленно. В процессе некогерентной эволюции их становление, по-видимому, совпадает со специогенезом, тогда как дальнейшая дивергенция происходит «в рамках» вновь возникающей жизненной формы. Таковы дивергенция непарнокопытных, зубатых китов, жалящих перепончатокрылых, муравьев и т. п. Быстрому возникновению новых жизненных форм, видимо, способствует наличие свободных экологических ниш (лицензий). Преобладание конкуренции между ветвями веера адаптивной радиации таксона, осваивающего новую адаптивную зону не сдерживается конкуренцией с аборигенами. Поэтому часть таксонов — ветвей филогенеза, вытесняется в аберрантные субзоны, где и формируются новые формы. Для *Cerastoderma* — это выход из грунта и переход к сестонофагии, для сосудистых растений — энтомофилия и т. п.

Реконструкция мелового биоценологического кризиса была выполнена В. В. Жерихиным и его коллегами в 70-х—80-х годах XX в. Эти исследования послужили основой для разработки ряда теоретических аспектов эволюции экосистем (Жерихин,1997).

Данные по Аральскому кризису, сообщенные Н. И. и С. И. Андреевыми в 80-х—90-х годах поразительно точно совпали с результатами изучения перестройки сухопутной биоты конца мезозойской эры.

Вместе с тем нельзя не признать, что теория эволюции экосистем — далеко не завершенная глава общей теории эволюции. Много неясного остается в соотношении филоценогенеза и видообразования, филоценогенеза и биологического прогресса. Не ясно даже, что следует считать элементарной единицей филоценогенеза и т. д. и т. п. Общие закономерности эволюции биосферы не изучены. Интересующихся фактическими аспектами ее истории можно адресовать к прекрасно написанной книге К. Ю. Еськова «История Земли и жизни на ней» (2000).

# Раздел V
# НАПРАВЛЕННОСТЬ ЭВОЛЮЦИИ

## Глава 14
## Причины направленности эволюционного процесса

Вопрос о направленности эволюции возник в процессе дискуссий между сторонниками и противниками селектогенеза. Уже самые первые критики Ч. Дарвина: Майварт, Данилевский, Негели, затем де Фриз и многие другие подчеркивали, что дарвиновская эволюция основана на случайности, тогда как на самом деле эволюция закономерна. В отечественной биологии это противопоставление четко сформулировали акад. Л. С. Берг (1922) и затем А. А. Любищев (1975, 1982).

Действительно, оба направления эволюционной мысли, возникшие на основе учения Ламарка — эктогенез и автогенез, полностью отрицают случайность процесса исторического развития организмов. Эктогенетические теории, возникшие из второго закона Ламарка — принципа наследования благоприобретенных свойств — подразумевают непосредственную и воспроизводящуюся в чреде поколений адаптацию организмов в новым факторам окружающей среды. Автогенетические теории, возникшие на основе ламарковой градации, подразумевают, что эволюция — имманентное свойство каждого организма, а стремление к совершенству — цель этого имманентного свойства. Однако, критики селектогенеза не писали о том, что случайны только спонтанные мутации — сырой материал эволюции, а отнюдь не эволюция как процесс. Уже комбинирование генов — процесс, происходящий под контролем естественного отбора, то есть не случайный.

Основой представлений о существовании номогенеза — жесткого закона, управляющего эволюционным процессом, всегда служили и служат два комплекса фактов:

1) направленность филогенеза, особенно явления параллельной эволюции. Один из многочисленных примеров, приведенных Бергом в подтверждение его теории номогенеза, звучит так: у птиц на плечевой кости вблизи сустава имеется отверстие, через которое в полость кости врастает воздушный мешок — вырост легкого. Трубчатые кости взрослых птиц, как известно, пневматизированы, что уменьшает их массу и облегчает полет. У птерозавров примерно в том же месте на плечевой кости располагалось такое же отверстие для вхождения воздушного мешка. Птерозавры и птицы находятся в очень отдаленном родстве и приспосабливались к полету независимо друг от друга. Объяснить возникновение отверстия в кости отбором мелких наследственных (случайных) изменений нельзя. Отверстие либо есть, либо его нет. Следовательно, действует номогенез, а не селектогенез. Относительно отбора мелких вариаций, создавших отверстие в плечевой кости, надо напомнить, что маленькое отверстие есть у всех тетрапод. Через него в полость кости проникают кровеносные сосуды и нерв, обеспечивающие функционирование костного мозга. Красный костный мозг есть и у молодых птиц. Он резорбируется и замещается воздушным мешком в процессе онтогенеза. Поэтому, можно предположить и естественный отбор, приведший к параллельной пневматизации трубчатых костей и у птерозавров и у птиц;

2) вторым комплексом факторов, опровергающих селектогенез с позиций автогенеза, служат процессы оптимизации функциональных структур. Любищев сравнивал совершенствование функционирования с процессами кристаллизации. Геометрия кристалла возникает вполне закономерно, благодаря свойствам слагающих его молекул. Так же и функциональные структуры возникают вполне закономерно, в силу внутренне присущих им свойств.

Селектогенез не только не отрицает закономерность и направленность эволюции, но и вскрывает биологические причины этих явлений. В рамках селектогенеза нет места только телеологии — представлению о существовании цели эволюционного процесса, тем более цели, служащей его движущей силой. Тем не менее, завершая эту книгу, следует обсудить факторы, направляющие эволюцию и на микро- и на макроэволюционном уровнях, канализирующие ее и оптимизирующие функциональные подсистемы организмов.

## 14.1. Необратимость эволюции

Обсуждая направленность эволюции, следует обратить внимание прежде всего на ее необратимость. Эволюция не может идти вспять по уже пройденному пути, подобно киноленте, перематываемой в обратную сторону. Необратимость эволюционных преобразований организации отмечал еще Ч. Дарвин, писавший в «Происхождении видов...»: «Нетрудно понять, почему вид, раз исчезнувший, никогда не может появиться снова, если б даже снова появились совершенно тождественные условия жизни — органические и неорганические. Если бы потомок какого-либо вида мог (что, без сомнения, случалось весьма нередко) приспособиться таким образом, чтобы занять в экономии природы место, занимаемое другим видом, и, таким образом, заместить его, все же обе формы — старая и новая — не были бы вполне тождественны потому, что обе они почти несомненно унаследовали бы от своих различных прародителей различные признаки, а организмы уже различные, будут и изменяться различным образом. Группа, однажды исчезнувшая, никогда не появляется вновь».

Это высказывание Ч. Дарвина относится к дикой природе. Методами селекции можно реконструировать фенотипический облик исчезнувших организмов. Например, в СССР был восстановлен вымерший кавказский подвид зубра. Селекционная работа в этом направлении велась несколько десятилетий на основе скрещивания европейских зубров с немногими уцелевшими кавказскими и строгой селекции потомков. Самоочевидно, что фенотипический облик кавказских зубров был восстановлен на иной генетической основе. Другими словами, даже при искусственном отборе реверсия — это не движение вспять, а петля, возвращающая в исходную точку только те признаки, которые подвергаются селекции.

В ранг закона необратимость эволюции возвел бельгийский палеонтолог Л. Долло (1909), писавший: «Организм никогда не возвращается точно к прежнему состоянию, даже в том случае, если он оказывается в условиях существования, тождественных тем, через которые он прошел. Но вследствие неразрушимости прошлого он всегда сохраняет какой-нибудь след промежуточных этапов, которые были им пройдены» (цит. по Шмальгаузену, 1969). На вопрос, что такое неразрушимость прошлого и почему она существует, ответил М. А. Шишкин (1970), показавший, что в основе необратимости эволюции лежит системность и иерархичность организации жизни. Действительно, дерепрессия «молчащего» гена, то, что в классической генетике называлось возвратной мутацией, произойдет в генной среде, уже измененной другими мутациями, транспозициями и комбинированием генов в процессе размножения. **Генотип — это система, и действие того же гена в ином генетическом окружении на фенотипическом уровне будет экспрессироваться иначе, чем у предков.**

Второй причиной необратимости эволюции на организменном уровне является эволюция онтогенеза. Перестройка морфогенетических корреляций под действием отбора приводит к тому, что действие даже не мутантных генов получает иное фенотипическое выражение.

Третьей причиной необратимости эволюции является филоценогенез — эволюция экосистем. Замечания Дарвина и Долло о том, что потомки могут попасть в условия существования тождественные тем, в которых обитали их предки — не более, чем гипербола. Даже при медленной когерентной эволюции структура биоценозов — среды обитания каждого входящего в них вида, меняется. Поэтому потомки неизбежно оказываются в условиях среды, отличающихся от тех, в которых обитали их предки.

Сказанное относится к эволюции целостного организма. Отдельные признаки фенотипа, количественные чаще, чем качественные, обратимы. Это еще в 1923 г. показал П. П. Сушкин. Животные, увеличивавшие свои размеры в ходе филогенеза, могут снова измельчать в ходе дальнейшей эволюции. Так, на островах Малайского архипелага многие млекопитающие (тигр, олени, полорогие) мельче своих материковых собратьев.

Рога оленей — вторичный половой признак, подвергающийся соотбору при отборе на повышение половой активности этих полигамных животных. Рога растут в течение всей жизни. В среднем прибавляется по одному отростку в год после каждой смены рогов. Поэтому старые самцы обладают наиболее крупными ветвистыми рогами. Такие рога — желанный трофей для охотников-спортсменов. В результате избирательного отстрела оленей с наиболее крупными рогами в Центральной Европе прошел отбор на уменьшение рогов, что привело к измельчанию и трофеев, и оленей — их носителей. После Второй мировой войны в Германии и в Чехословакии стали платить премии за отстрел оленей с плохими рогами. Это дало положительный эффект. Размеры рогов стали увеличиваться.

Примером обращения качественных признаков служит расположение первого пальца на ногах человека. У большинства тетрапод все пальцы расположены радиально. У человекообразных обезьян первый палец на ногах противопоставлен четырем остальным, как на руках. У человека он снова занял радиальное положение. Однако, анатомия связок и мышц, управляющих этим пальцем, указывает на вторичность его радиального положения. У предков человека он был противопоставлен. Это, собственно, и является тем «следом промежуточных этапов», о котором писал Долло.

Обратимость отдельных признаков послужила основой для отрицания рядом исследователей закона необратимости эволюции. Другие биологи, напротив, отрицали обратимость любых признаков. Обе эти крайние точки зрения чреваты ошибками. На законе о необратимости эволюции осно-

ваны все филогенетические реконструкции. Если бы эволюция была обратима, построить сравнительный ряд и реконструировать филогенетические связи таксонов было бы принципиально невозможно.

## 14.2. Канализированность эволюции

Закономерный, то есть неслучайный характер эволюционного процесса наиболее четко проявляется при реконструкции филогенеза. Не случайно палеонтологи охотно пользуются терминами маммализация, ангиоспермизация, цефализация и т. п., применяя их и к эволюции таксонов и к процессам филоценогенеза. Действительно, достаточно взглянуть на рис. 106, чтобы убедиться в том, что маммализация, т. е. приобретение признаков млекопитающих было свойственно всей ветви тераморфных рептилий. Другое дело, что этот процесс в разных группах шел с разными скоростями и на разных уровнях координированности морфологических преобразований.

Однако, направленность прослеживается и на микроэволюционном уровне. Мутационная изменчивость случайна в том смысле, что, даже специально подбирая мутагены, невозможно предсказать возникновение каждой данной мутации. Только метод сайт-специфического мутагенеза позволяет изменять заранее заданные нуклеотиды. Но этот метод несопоставим со спонтанным или индуцированным мутагенезом нативной ДНК. При воздействии мутагенов всегда возникает спектр мутаций. Мутагенез не направлен потому, что мутации сами по себе не повышают относительную приспособленность мутантных организмов к условиям их существования. Обычно они понижают приспособленность, но каждая — по своему. Однако, и мутационный процесс имеет ограничения. Мутируют только те гены, которые имеются в генотипе. Комбинативная изменчивость уже не случайна. Она контролируется естественным отбором.

Организация особей любого вида выражается спектром неопределенной изменчивости любых признаков этих особей. Неопределенность наследственно обусловленной изменчивости фенотипов обуславливает потенциальную возможность нескольких селективных ответов популяций на одно и то же изменение среды. В этом смысле микроэволюция на начальных ее этапах детерминирована не жестко, о чем свидетельствует, например, разнообразие адаптивных ответов насекомых на действие пестицидов. Вместе с тем, конкретное направление адаптации на популяционно-видовом уровне представляет собой равнодействующую условий борьбы за существование и той части изменчивости, которая может быть подхвачена естественным отбором в данных условиях.

Условия борьбы за существование задаются биогеоценозом. Поэтому, в условиях экологических кризисов, в группировках видов ценотическое

окружение детерминирует направление отбора слабее, чем в сформировавшихся коадаптированных сообществах. Конкуренция за ресурсы и трофические связи в коадаптивных комплексах, напротив, жестко направляет микроэволюцию. Раз возникнув, несбалансированный вектор движущего отбора действует до тех пор, пока средняя приспособленность популяции не достигнет того уровня, при котором он перестает быть эффективным и не сменится стабилизирующим отбором. Таким образом, микроэволюционный процесс всегда направлен, часто жестко канализирован, а слабо детерминирован только в начале.

При рассмотрении канализированности процессов макроэволюции на первый план выдвигается соотношение организации особей таксона и среды его эволюции — адаптивной зоны.

Прежде всего следует отметить, что на направление эволюции влияют законы физики и химии. Например, в каких группах животных ни возникали бы органы зрения и какой бы сложности они ни достигали, газа всегда включают прозрачные светопреломляющие компоненты, непрозрачные светочувствительные и пигментированную оболочку. Точно также плавание диктует рыбам, ихтиозаврам, китам обтекаемую форму тела. Гемоглобин несколько раз возникал в филогенезе животных (например, у позвоночных и у личинок *Chironomidae*). Молекула гемоглобина оптимальна как переносчик кислорода. Эволюционным предшественником гемоглобина служит цитохром. Этот пример химической предопределенности структуры, как и предыдущие, демонстрирует значение организации предков, как фактора, предопределяющего направление эволюции потомков. Один из наиболее известных и ярких примеров такого предопределения — локомоция животных. Эволюция изобрела «рычаг», на основе которого работают конечности членистоногих и тетрапод, но не изобрела колеса. Химический акто-миозиновый двигатель — мышцы, не допускает вращения на оси, так как места прикрепления мышц не могут смещаться относительно точки приложения силы.

М. С. Гиляров (1976) обратил внимание на то, что прогрессивное развитие признаков в филогенезе часто идет по принципу положительной обратной связи: достигнутый этап развития, например, совершенствования петель зубной эмали у травоядных, стимулирует следующий этап эволюции этой структуры. В связи с этим он напомнил об ортогенезе, но ортогенезе не таксонов, а признаков. В настоящее время не известно ни одного доказанного случая ортогенеза таксонов.

Можно выделить три основные группы факторов, определяющих направление филогенеза таксонов: тип онтогенеза, морфофункциональную организацию и условия внешней среды (биогеоценотическое окружение).

Тип онтогенеза формируется в процессе эволюции, но сформировавшаяся система морфогенетических зависимостей ограничивает возможности резких изменений направления эволюции. Эволюция стадии метамор-

фоза бесхвостых амфибий шла по пути усиления эндокринной регуляции сложнейших преобразований организации, происходящей при превращении головастика в лягушонка. Усиление действия гормонов щитовидной железы (тиреоидных гормонов) привело к тому, что вся изменчивость процессов метаморфоза стала эпигенетической. Отбор на дальнейшее совершенствование процессов метаморфоза стал неэффективным в результате отсутствия генетической компоненты изменчивости. Несмотря на то, что в течение метаморфоза — критической стадии онтогенеза — смертность от нарушений развития выше, чем на предыдущей и последующей стадиях, эволюция его прекратилась (Северцов, 1999). В этом смысле говорят об онтогенетических ограничениях эволюции.

Сказанное не означает, что уже сложившийся морфогенез препятствует собственной адаптивной перестройке. Напротив, ограничение числа направлений подобной перестройки делает адаптивные преобразования более плавными и более быстрыми. Любые морфологические преобразования основаны на эволюции морфогенеза. При этом корреляции общего значения так же эволюируют, сохраняя при этом конечный результат морфогенеза. Хорошо известна эволюция процессов гаструляции позвоночных, которая связана с изменениями количества желтка в яйцеклетке: от инвагинации у большинства амфибий к эпиболии у рептилий и рыб и сегрегации у млекопитающих. Однако, результат гаструляции — возникновение хордомезодермы и формирование плана строения (дорзовентральной и продольной осей) остаются неизменными.

Морфофункциональная организация каждой стадии онтогенеза, включая и взрослый организм, также накладывает ограничения на число направлений дальнейшей эволюции. В гл. 10 было показано, что число функций данной системы равно числу потенциально возможных направлений ее эволюции. На ограничение степенью мультифункциональности накладывается дополнительное ограничение, обусловленное координациями подсистем организма. В некоторых случаях эти ограничения настолько жестки, что становятся эволюционными запретами. Выше уже приведены два примера подобных запретов. Сохранение обеих дуг аорты у крокодилов при возникновении у них четырехкамерного сердца привело к дискоординации кровообращения: полному разделению артериального и венозного кровотока от сердца к органам тела. В результате крокодилы не приобрели гомойотермности. Аналогично, редукция ребер у хвостатых и бесхвостых амфибий лишила их возможности использовать разрешающий насос легочного дыхания. Они вынуждены наполнять легкие смешанным (атмосферным и выдохнутым) воздухом посредством движений дна ротоглоточной полости. Невозможность интенсификации легочного дыхания диктует сохранение кожного и ротоглоточного газообмена, что обрекает амфибий на существование в среде, в которой влажность воздуха не ниже 70%.

Ограничения, накладываемые координациями, имеют важное значение при освоении новых адаптивных зон. Формирование веера адаптивной радиации, возникающей при освоении новой зоны, обусловлено двумя причинами: межгрупповой конкуренцией среди вселенцев и наличием свободных субзон, освоение которых допускает его организация. В результате межгрупповой конкуренции некоторые дочерние таксоны вытесняются в аберрантные (пограничные) субзоны, которые обычно являются интразональными (интастациальными) компонентами биотопов. В этих аберрантных субзонах вселенцы специализируются. Поскольку этот процесс происходит относительно быстро, в ходе формирования самого веера адаптивной радиации, подобная ранняя специализация характеризуется усилением гетеробатмии, то есть не сформированностью координаций. Гетеробатмия обеспечивает сохранение пластичности организации и, тем самым, возможность освоения новых адаптивных зон как путем расширения при ароморфозе, так и путем смены при алломорфозе.

Иное дело, поздняя специализация, возникающая в процессе когерентной эволюции при дальнейшем дроблении адаптивной зоны и повышении плотности упаковки ниш видов данного таксона. Межгрупповая конкуренция канализирует эволюцию каждого таксона, а адаптация в узкой субзоне означает не только специализацию тех структур, которые ее обеспечивают, но и их координацию.

В результате «группа, вставшая на путь специализации, может эволюировать только в сторону дальнейшей специализации» (закон Депере). Сочетание специализации и утраты гетеробатмии снижает пластичноть организации настолько, что при любом резком изменении среды таксон вымирает.

Из сказанного следует, что выделение условий среды в качестве третьего фактора, направляющего и канализирующего филогенез, в значительной степени условно. Филогенез протекает при взаимодействии организации и условий существования. Однако, во многих случаях влияние условий среды бывает более существенным, чем организация таксона. В силу оппортунистичности эволюции, адаптация к условиям, в которых уже находится данный таксон, всегда более вероятна, чем освоение новой адаптивной зоны. Вместе с тем конкуренты, находящиеся на том же трофическом уровне, являются важным компонентом среды обитания любого таксона. Их роль, как фактора, канализирующего филогенез, может быть троякой. При примерно равной конкурентоспособности участников и лимитированности ресурсов, за которые они конкурируют, происходит детерминация направлений эволюции. Выше это показано на основе исследований Длусского по пустынным муравьям. Если ресурсы не лимитированы, происходит дивергенция, продолжающаяся до полного освоения адаптивной зоны, вытеснения части конкурентов в аберрантные субзоны и дробления субзон вплоть до видовых экологических ниш.

Для большинства эволюционно «молодых» таксонов, таких как птицы, плацентарные млекопитающие, двукрылые, перепончатокрылые, покрытосемянные и т. п., характерно обилие дочерних (подчиненных) таксонов. Они демонстрируют именно адаптивную радиацию. Для многих древних таксонов, напротив, характерна оппозиция на уровне дихотомии: бесчелюстные — челюстноротые, хрящевые рыбы — костные рыбы, голосеменные — покрытосеменные и т. п. Возможно, в этом проявляется сформулированное еще Ч. Дарвином положение, согласно которому промежуточные формы вымирают, не выдерживая конкуренции с крайними, более приспособленными формами. Если это верно, то дарвиновское правило может быть распространено на таксоны высокого ранга.

## 14.3. О причинах вымирания

Ч. Дарвин считал, что вымирание видов и надвидовых таксонов происходит в результате прогрессивной эволюции. Более приспособленные потомки вытесняют своих менее приспособленных предков. А. П. Расницин использовал для обозначения этого соотношения приспособленностей выражения инадаптация и эвадаптация. Он расширил смысл термина инадаптация, предложенного В. О. Ковалевским, на все случаи утраты приспособленности. Этот подход к объяснению причин вымирания применим к процессам когерентной эволюции, но не к экологическим кризисам. Как показано в гл. 13, в периоды кризисов потомки не вытесняют предков, а замещают их в процессе возникновения лицензий, причем, часто это замещение происходит со значительным временным лагом. Большинство семейств мезозойских насекомых вымерло в середине мела, а их разнообразие восстановилось только в палеогене. Дарвиновский подход не исчерпывает проблему вымирания.

Биоценотические кризисы неоднократно происходили в истории биосферы. Возникновение фотосинтеза и формирование кислородной атмосферы, начавшееся более 3 млрд лет назад с возникновением цианобактерий, послужило причиной вымирания почти всей гетеротрофной докислородной биоты прокариот.

Во время пермо-триасового биогеоценотического кризиса в морях вымерло около 50% семейств, 70% родов и, по-видимому, около 90% видов растений и животных. На суше в конце перми вымерла большая часть стегоцефалов. Во время мелового биоценотического кризиса в морях вымерло около 25% семейств. Повторяемость биоценотических кризисов заставила ряд исследователей искать их причины среди факторов космического происхождения, таких как вспышки сверхновых звезд вблизи солнечной системы, падения на Землю гигантских метеоритов и т. п. явлений. Так американские палеонтологи Рауп и Сепковский (1993) высказали гипотезу,

согласно которой, каждые 28 млн лет Земля (и вся Солнечная система) оказываются под влиянием второй звезды, парной Солнцу — Немезиды. Возникающие гравитационные возмущения приводят к тому, что крупные метеориты из пояса астероидов падают на Землю. Вызываемые этими падениями тучи пыли затмевают солнечный свет и происходит резкое похолодание — аналог «ядерной зимы», предсказанной физиками в качестве последствия атомной войны. Эти катаклизмы и приводят к массовым вымираниям. Основой гипотезы Раупа-Сепковского послужил подсчет биоразнообразия за всю историю биосферы, в основном по морской фауне. Однако, сами авторы отметили, что периодичность в 28 млн лет в ряде случаев вымираний выдерживается не точно.

Среди широкой публики, в том числе и ученых не биологов, основной интерес вызывает именно меловой биоценотический кризис, причем не столько сам кризис, сколько вымирание динозавров. Вероятно, этот интерес обусловлен, в первую очередь, тем, что про фораминифер или брахиопод знают немногие, а про динозавров — все.

Для объяснения мелового кризиса Альварес (1980) предложил метеоритную гипотезу. Эта гипотеза основана на том, что в слоях осадков, разграничивающих мел и палеоген, то есть, мезозой и кайнозой, концентрация редкого на Земле металла иридия примерно в 20—120 раз превышает его среднюю концентрацию в осадочных отложениях. Легко предположить, что этот иридий имеет космическое происхождение. Альварес подсчитал, что для доставки на Землю такого количества иридия необходим метеорит диаметром около 10 км и массой $10^{10}$ т. Удар его о поверхность нашей планеты должен был создать воронку диаметром около 100 км. Этому соответствует кратер Чикксулуб на Юкатане. Удар подобного метеорита должен был выбросить в атмосферу примерно $6 \cdot 10^{11}$ т пыли, что привело к метеоритной зиме, вымиранию динозавров на суше и гибели морской биоты. Сокращение инсоляции уничтожило морской фитопланктон, в воде стала накапливаться углекислота, отравившая животных.

Подобные гипотезы, получившие название импактных (ударных) к сожалению, очень плохо согласуются с данными палеонтологии. Не говоря уже о том, что иридиевые аномалии при более детальных исследованиях обнаружены в слоях предшествующих границе мезозоя и кайнозоя на миллионы лет, ни одно вымирание не было мгновенным даже в геологических масштабах времени. Вымирание морской биоты: фораминифер, радиолярий, моллюсков, продолжалось около 100 тысяч лет. Оно привело к возникновению мощных биогенных отложений $CaCO_3$, что и обусловило название мелового периода. При этом ряд групп, например, белемниты из головоногих моллюсков, вымерли раньше иридиевой аномалии. Кроме того, огромные кратеры от ударов метеоритов, до 300 км в диаметре, имеют разный геологический возраст, но их возраст не коррелирует с массовыми вымираниями.

Что касается вымирания динозавров, то оно не связано ни с иридиевой аномалией, ни со сменой мезофита кайнофитом. Наибольшего разнообразия эти рептилии достигли именно в конце мелового периода. Дело в том, что темпы вымирания динозавров практически не менялись в течение всего позднего мезозоя, но, в конце мела, перестали возникать новые роды и виды, т. е. начался биологический регресс таксона, приведший к его исчезновению.

Среди экологических причин этого явления называют две. Гигантские травоядные динозавры, такие как диплодок, бронтозавр и им подобные, вели полуводный образ жизни. Об этом свидетельствует строение их конечностей, суставы которых были снабжены мощными хрящевыми прокладками — «подушками». Если бы эти животные вели сухопутную жизнь, эти прокладки сплющились бы под давлением многотонной массы тела. В воде архимедова сила компенсировала это давление, а длинная шея позволяла видеть и дышать над водой. Они питались, по-видимому, матами водной растительности, образованными водными мхами и печеночниками, и служившими средой обитания водным беспозвоночным. Смена мезофита кайнофитом и распространение водных макрофитов сократила кормовую базу этих гигантов, не «сумевших», в силу своей специализации, адаптироваться к новым условиям. Вслед за гиперморфными травоядными вымерли и специализированные для охоты на них гигантские хищники, такие как тиранозавр и гадрозавр. Сухопутные динозавры, напротив, приспособились к питанию покрытосеменными, о чем свидетельствует строение их зубов.

Гипотеза, объясняющая прекращение видообразования среди сухопутных динозавров, заключается в том, что во второй половине мела стали многочисленными плацентарные млекопитающие, обладавшие совершенной гомойотермией. Это давало им преимущество ночной охоты. Крупные динозавры, по-видимому, обладали инерционной гомойотермией. Огромное тело этих животных столь медленно остывало, что они могли быть активными и ночью. Иное дело молодь этих животных, которая как и мелкие (размером с варана) динозавры при охлаждении теряли активность и были легкой добычей млекопитающих. Снижение численности (и плотности) популяций динозавров имело двоякое значение. С одной стороны, оно могло нарушить популяционную структуру, что само по себе служит причиной вымирания. С другой стороны, снижение численности популяций уменьшает генофонд и понижает эффективность естественного отбора, что, собственно, и могло стать причиной прекращения возникновения новых видов динозавров в конце мелового периода. Надо, однако, отметить, что эти гипотезы не объясняют вымирания птерозавров — рыбоядных хищников и морских плезиозавров и мозазавров — тоже крупных рыбоядных хищников. Кормовая база и тех и других оставалась стабильной. Конкурентное вытеснение птерозавров птицами, а морских рептилий какими-то другими водными хищ-

никами остается под вопросом. Возможно, в вымирании этих таксонов какую-то роль сыграла именно их высокая приспособленность.

Гипотеза, объясняющая вымирание пещерного медведя *Ursus speleus* именно тем, что этот вид не имел в современной ему фауне ни врагов, ни конкурентов, была предложена С. А. Северцовым (1951) на основе данных австрийского палеонтолога Абеля, исследовавшего множество костей этих животных, накопившихся в одной из альпийских пещер в течение рисс-вюрмского межледникового потепления, длившегося примерно от 200 до 100 тысяч лет назад. Пещерный медведь был приблизительно в 1,5 раза крупнее самых крупных современных камчатских и аляскинских бурых медведей. Как и все медведи, это было всеядное животное. О том, что у него не было врагов, свидетельствуют две группы фактов. Во-первых, медведи часто умирали в своей пещере от старости. Они болели ревматизмом, о чем свидетельствуют патологические изменения костей их конечностей. Во-вторых, изменчивость их черепов была очень сильной особенно по относительной длине нижней челюсти, от перекуса, как у бульдогов, когда резцы нижней челюсти располагаются впереди от верхних, до недокуса, когда нижняя челюсть несколько короче верхней. Подобная изменчивость свидетельствует о слабом стабилизирующем отборе, то есть о том, что жизнь пещерных медведей мало зависела от их строения.

Крупные животные, как правило, K-стратеги. Они обладают низкой плодовитостью. Современные бурые медведи рожают зимой 1—2 медвежат в год и заботятся о них в течение двух лет. Возможно, плодовитость пещерного медведя была еще ниже. Согласно С. А. Северцову, начало вюрмского оледенения, то есть удлинение холодного времени, привело к увеличению смертности медвежат в конце зимы — начале весны, когда пищи мало, а матери истощены после продолжительной спячки и выкармливания потомка. Эта детская смертность не компенсировалась плодовитостью. В результате исследованная популяция пещерных медведей вымерла. В последние годы были найдены и изучены более 30 тыс. остатков скелетов пещерного медведя из захоронений на Среднем и Южном Урале, относящиеся к Голоцену (Косинцев, Воробьев, 2001). Авторы отметили высокую индивидуальную изменчивость этих животных и показали, что максимальная их смертность приходилась на первую самостоятельную зимнюю спячку. По-видимому молодые звери, не сумевшие накопить достаточно жировых запасов, не выдерживали продолжительной зимней голодовки.

Обычно в качестве причин вымирания рассматривают специализацию и инадаптивную эволюцию. Специализированные виды не успевают адаптироваться при достаточно резких изменениях среды. Например, ленивцы, обитающие в сельве — влажном тропическом лесу Амазонки — могут перебираться по ветвям с дерева на дерево, неплохо плавают, но почти неспособны ходить по земле. Исчезновение, или хотя бы изреживание древостоя

при иссушении климата приведет к вымиранию обоих видов ленивцев. Примеры вымирания литоптерн и креодонтов в результате инадаптивной эволюции этих животных рассмотрены выше (12.3).

В настоящее время основной причиной вымирания диких видов являются антропогенные факторы. С 1600 г. человек уничтожил 384 вида высших растений и 242 вида позвоночных животных. Примеры прямого уничтожения американских бизонов, зубров в Европе, дронта на о. Святого Маврикия, бескрылой гагарки и многих других видов, общеизвестны. Однако, гораздо большее значение имеют урбанизация и сельскохозяйственное освоение территорий, то есть разрушение естественных экосистем. Выше (гл. 3) приведен пример обеднения энтомофауны целинной степи при превращении ее в пшеничное поле. Не меньшее значение имеет и загрязнение окружающей среды как пестицидами, так и промышленными отходами. По подсчетам некоторых исследователей в настоящее время ежедневно вымирает 1 вид животных и еженедельно 1 вид растений. Возможно, эти оценки завышены.

Следует, однако, отметить, что целый ряд видов неспособны уничтожить все направленные против них современные средства медицины и химической промышленности. Таковы природно-очаговые инфекции: чума, туляремия, малярия, гельминтозы и т. п. Таковы инфекции, циркулирующие среди людей или сельскохозяйственных животных: грипп, туберкулез, ящур и т. п. Таковы микозы сельскохозяйственных растений: ржавчина, фитофтора и т. п. Таковы насекомые и нематоды — вредители сельского хозяйства. Таковы синантропные мышевидные грызуны, в первую очередь, домовая мышь, серая и черная крысы, рыжий таракан и постельный клоп. Все эти виды гибко приспосабливаются и к новым пестицидам и лекарствам, и к изменению агротехники. Таким образом, одни виды вымирают, а другие адаптируются даже к столь сильным изменениям естественных экосистем, которые создает деятельность человека.

Суммируя все вышесказанное о причинах вымирания организмов, следует признать, что наиболее общее объяснение причин вымирания дал американский палеонтолог Марш (1888), писавший, что вымирание обусловлено отставанием темпов эволюции таксона от темпов изменения окружающей среды. Однако, это отставание, как следует из вышеизложенного, может быть обусловлено очень разными причинами. Проблема вымирания нуждается в дальнейшей разработке.

# Заключение

В 60-х годах XX в. сложилась традиция оканчивать руководства и учебники по теории эволюции перечнем нерешенных проблем. Естественно, каждый автор выделял, в первую очередь, те проблемы, которые он считал наиболее важными и актуальными. Например, Э. Майр (1974), крупнейший теоретик видообразования, считал такими проблемами изучение конкуренции симпатрических видов, вопрос о причинах симпатрии и о гибридогенном видообразовании. Авторы наиболее распространенного у нас учебника по теории эволюции А. В. Яблоков и А. Г. Юсуфов (1976) в качестве проблем нуждающихся в разработке, сформулировали следующие: роль наследственной изменчивости; взаимодействие элементарных факторов эволюции; проблему вида; моделирование эволюции; эволюцию эволюционных механизмов; соотношение микро- и макроэволюции; недарвиновскую эволюцию. В этом перечне чувствуется влияние дискуссий 70-х—80-х годов.

Из текста этой книги можно вынести представление о том, что ни один из разделов теории эволюции нельзя считать завершенным. Не случайно И. И. Шмальгаузен назвал свою основную сводку по теории эволюции «Проблемы дарвинизма» (1969). Эта ситуация обусловлена, главным образом, двумя причинами: 1) многообразием форм жизни и, соответственно, многообразием путей эволюции, приведших и приводящих к их становлению; 2) своеобразием истории становления самой эволюционной теории. Она возникла под пером Ч. Дарвина именно как теория: обобщение множества фактов, служащее для объяснения биологического разнообразия и приспособленности. Дискуссии с креационистами, в первую очередь со сторонниками библейского объяснения этих явлений, затем дискуссии между приверженцами разных направлений эволюционизма сделали эволюционное мышление важным компонентом философского мировоззрения биологов и не биологов. С одной стороны социал-дарвинизм стал одной из компонент философского обоснования фашизма. С другой стороны, дарвинизм был использован Ф. Энгельсом как компонент диалектического материализма. В результате, дарвинизм, а затем «советский творческий дарвинизм», т. е. интерпретация факторов эволюции Т. Д. Лысенко и его последователями, стали частью официальной советской идеологии. Мировоззренческое значение эволюционной теории объективно существует. Оно присутствует во всех обсуждениях проблем эволюции и в спорах с людьми, отрицающими ее существование.

Развитие эволюционизма резко отличается от развития большинства естественных наук, в которых формулированию теорий обычно предше-

ствует длительный период накопления эмпирических данных. С эволюцией получилось наоборот. Сначала была создана дарвиновская теория, а затем, очень постепенно начали развиваться эволюционные исследования. Конечно, теория эволюции была создана Ч. Дарвиным на основе обобщения огромного арсенала фактов, накопленных биологией от Аристотеля до середины XIX в. Однако, как писал сам Дарвин, эти факты могли лишь свидетельствовать об эволюции, но не доказывали ее существования. Дарвин доказал существование эволюции, вскрыв движущие силы этого процесса.

Эволюция, также как наследственность, обмен веществ, онтогенез — всеобщее явление биологического уровня организации. Поэтому, теория эволюции развивалась и продолжает развиваться, используя данные всех биологических наук. Само создание этой теории обусловило возникновение генетики, экологии и биогеографии. Кроме этих наук важнейшую роль в ее развитии играют палеонтология, эмбриология, морфология, физиология, молекулярная биология, таксономия и многие другие области биологии. Например из 24 кафедр биологического факультета Московского университета едва ли найдется хоть одна, на которой в той или иной степени не затрагивались бы проблемы эволюции. К этому надо добавить кафедры палеонтологии геологического факультета, биогеографии географического факультета и ряд работ сотрудников химического факультета.

Однако, сама сложность организации жизни и многообразие путей эволюции требовали постановки специальных эволюционных исследований. По-видимому, одной из первых таких работ стало изучение Уэлденом (1876) естественного отбора у крабов *Carcinus menas* в гавани Плимута. Эмпирические исследования эволюции развивались и развиваются медленно. Их сдерживают: во-первых, само существование эволюционной теории, во-вторых, сложность эволюционных исследований. Частные работы далеко не всегда дают основу для дальнейшей разработки теории, а сама теория, причем хорошо разработанная, уже существует. Не случайно Э. Майр, мысливший в рамках синтетической теории эволюции, одним из создателей которой он сам и был, ограничил эволюционную проблематику немногими частными вопросами. Вторая причина состоит в том, что эволюция — процесс, обычно не поддающийся непосредственному наблюдению. Эволюция двустворчатых моллюсков в результате Аральского экологического кризиса — редчайшая удача исследователей этого процесса. Обычно приходится накапливать генетические, эмбриологические, экологические, этологические и другие наблюдения и эксперименты, а затем уже давать им эволюционную интерпретацию. Более или менее широкий поток публикаций, посвященных эмпирическому изучению эволюции, сформировался только в конце 60-х годов XX в., и то — это десятки — первые сотни статей в год в мировой литературе.

Несмотря на трудности, будущее эволюционизма в эмпирических исследованиях. Изучение биологического разнообразия и его сохранения, как основы существования человечества, требует понимания эволюционных механизмов становления уже существующих видов, путей их адаптации (и не способности адаптироваться) к антропогенным изменениям среды. Изучение антропогенной эволюции, как и изучение эволюционных аспектов генетической инженерии, стоят на повестке дня развития биологии. Еще одной причиной, которая будет стимулировать развитие эволюционных исследований, служит мировоззренческое значение теории эволюции. Об эволюции любят поговорить очень многие, включая богословов и средства массовой информации. Обычно эти разговоры ведутся на уровне даже не программы средней школы, а на уровне второй половины позапрошлого века. Можно надеяться, что этот интерес стимулирует развитие эволюционных исследований. Можно также надеяться, что этот учебник в какой-то мере послужит тому, чтобы заинтересовать студентов эволюционной проблематикой и, может быть, избавит некоторых дилетантов от бесплодных рассуждений о правоте или не правоте Ч. Дарвина.

М. Б. Корнилова и А. В. Шубкина взяли на себя труд технической подготовки текста и иллюстраций этого учебника. Сотрудники кафедры биологической эволюции Биологического факультета МГУ Ю. А. Краус, Е. А. Северцова, В. Г. Гриньков, К. С. Перфильева, С. Б. Иваницкийи Г. С. Сурова прочли текст и внесли в него ряд научных и дидактических улучшений. В. Г. Черданцев дал мне несколько очень полезных советов. Всем, помогавшим мне в написании и подготовке к публикации этой книги, я приношу свою глубокую благодарность.

# Литература


*Айала Ф., Кайгер Дж.* Современная генетика. Москва. 1987. Т. I, II, III.

*Алтухов Ю. П.* Генетические процессы в популяциях. М. 1983. 278 с.

*Андреев Н. И.* Гидрофауна Аральского моря в условиях экологического кризиса. Омск. 1999. 452 с.

*Андреева С. И.* Двустворчатые моллюски Аральского моря в условиях экологического кризиса. Докт. дисс. 2001. 320 с.

*Андреева С. И.* Современные *Cerastoderma* (Bivalvia, Cardiidae) Аральского моря. Омск. 2000. 240 с.

*Анохин П. К.* Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М. 1968. 546 с.

*Астауров Б. Л.* Сущность жизни и некоторые вопросы индивидуального развития и наследственности. М. 1964. С. 268—275.

*Баклушинская И. Ю., Формозов Н. А.* Существует ли нижний предел изменчивости хромосомного числа у пищух. В сб.: Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. М. 2000. С. 12—14.

*Башенина Н. В.* Экология обыкновенной полевки. М. 1962. 307 с.

*Белова Н. В., Емельянова Н. Г., Макеева А. П., Веригин Б. В., Рябов И. Н.* Состояние воспроизводительной системы самцов белого (*Hypophthalmichthys molitrix*) и пестрого (*Aristichthys nobilis*) толстолобиков в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС в послеаварийный период. В кн.: Проблемы репродуктивной биологии. М. 1998. С. 270—286.

*Белоусов Л. В.* Основы общей эмбриологии. М. 1993. 302 с.

*Бельская Г. С.* Особенности биологии птиц в аридных условиях. Ашхабад. 1992. 248 с.

*Берг Л.* С. Труды по теории эволюции. Л. 1977. 386 с.

*Бибиков Д. Н.* Горные сурки Средней Азии и Казахстана. М. 1967. 199 с.

*Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. М. 1989. Т. 1. 667 с. Т. 2. 477 с.

*Блинов В. Н.* Врановые Западно-Сибирской равнины. М. 1998. 282 с.

*Борисов А. И.* Адаптивное значение хромосомного полиморфизма. Сообщение I. Избирательность спаривания и жизнеспособность гомо- и гетерокариотипов *Drosophila funebris*. Генетика. 1969а. Т.5. № 2. С. 65—73. Сообщение II. Оценка селективного значения скорости спаривания у гомо- и гетерокариотипов *Drosophila funebris*. Генетика 1969б. Т. 5. № 3. С. 124—131.

*Боркин Л. Я., Бенимов Г. Т., Седалищев В. Т.* О распространении лягушек рода *Rana* в Якутии. В сб.: Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л. 1981. С. 18—24.

*Бузун В. А.* Некрофагия, хищничество, клептопаразитизм; развитие и взаимосвязь трофических стратегий серебристой чайки (*Larus argentatus*). Зоол. журн. 1989. Т. 68. № 1. С. 89—99.

*Бузун В. А., Мачаускас П. П.* Развитие трофических стратегий и эволюция кормодобывательного поведения у серебристой чайки. Acta ornitol. Lituanica. 1989. N 1. P. 3—66.

*Булатова Н. Ш.* Кариологическое разнообразие и родственные связи азиатских Mus. В кн. Домовая мышь. М. 1999. С. 154—161.

*Вавилов Н. И.* Линнеевский вид, как система. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1931. Т. 26. № 3. С. 109—134.

*Васильев В. П.* Эволюционная кариология рыб. М. 1985. 300 с.

*Васильев В. П., Васильева Е. Д., Осинов А. Т.* Эволюция диплоидно-триплоидного комплекса рода *Cobitis* (Cobitidae). В сб.: Гибридизация и проблема вида у позвоночных. Под ред. О. Л. Россолимо. М. 1993. С. 6—33.

*Васильева Л. А., Бубенщикова Е. В., Антоненко О. В., Ратнер В. А.* Отклик паттерна МГЭ 412 на отсекающий отбор количественного признака в изогенной линии дрозофилы после тяжелого теплового шока (ТТШ). Генетика. 2000. Т. 36. № 4. С. 774—781.

*Васильева Л. А., Ратнер В. А.* Тяжелый тепловой шок (ТТШ) индуцирует генетическую изменчивость полигенной системы количественного признака у дрозофилы. Генетика. 2000. Т. 36. № 4. С. 493—499.

*Воробьева Э. И.* Параллелизмы и конвергенции в эволюции кистеперых рыб. Морфологические аспекты эволюции. М. 1980. С. 7—28.

*Воронцов Н. Н.* Значение изучения хромосомных наборов для систематики млекопитающих. Бюлл. МОИП. Отд. биологии. 1958. Т. 63. N 2. С. 5—36.

*Воронцов Н. Н.* Развитие эволюционных идей в биологии. М. 1999. 517 с.

*Галактионов В. Г.* Очерки эволюционной иммунологии. М. 1995. 256 с.

*Гаузе Г. Ф.* Экология и некоторые проблемы происхождения видов. Экология и эволюционная теория. Л. 1984. С. 5—105.

*Гилева Э. А.* Хромосомная изменчивость и эволюция. М. 1990. 141 с.

*Гилева Э. А., Нохрин Д. Ю., Любашевский Н. М.* Индикация отдаленных генетических последствий радиоактивного загрязнения среды с помощью грызунов. Генетика. 1995. № 12. С. 5—64

*Гилева Э. А., Любашевский Н. М., Стариченко В. М.* и др. Наследуемая хромосомная нестабильность у обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) из района Кыштымской ядерной аварии — факт или гипотеза. Генетика. 1996. Т. 32. № 1. С. 114—119.

*Гиляров М. С.* Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше. М. 1976. 287 с.

*Гиляров М. С.* Обратные связи и направления эволюционного процесса. Вестник АН СССР. 1976. № 8. С. 68—76.

*Гиляров М. С.* Особенности почвы, как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М. АН СССР. 1949. 564 с.

*Гиляров М. С.* Роль степных грызунов в происхождении полевой почвенной энтомофауны и сорной растительности. ДАН СССР. 1951. Т. 79. № 4. С. 669—671.

*Голубцов А. С., Ильин И. И., Мина М. В.* Polimorphismes at two enzymes loci (Sod end Odh) in population of Amur sleeper Perccottus glehnii (Pisces, Eleotrididae) from its native regions and the effect of introduction on genetics variation. Zeitschr. Fur zool. Syst. Evol. Forshung. Bd. 31. P. 269—279. 1993.

*Горохов Г. Ф.* Тигр и другие хищники. Охота и охотничье хозяйство. 1973. № 9. С. 16—17.

*Грант В.* Эволюция организмов. М. 1980. 407 с.

*Гриценко В. В., Креславский А. Г., Михеев А. В., Северцов А. С., Соломатин В. М.* Концепции вида и симпатрическое видообразование. М. 1983. 193 с.

*Громов Е. И., Матюшкин Е. П.* К анализу конкурентных отношений тигра и волка в Сихотэ-Алине. Научн. докл. высш. школы. Биологич. науки. 1974. № 2. С. 20—25.

*Груздев В. В.* Экология зайца-русака. М. 1974. 162 с.

*Гуляев В. Д.* Эволюция защитных эмбриоадаптаций церкоидов Cyclophyllidea (Cestoda). Канд. дисс. М. 1982.
*Давлетова Л. В., Капралова Л. Т.* Значение гетерохроний в темпах формирования и роста органов пищеварения домашних жвачных и всеядных животных в течение эмбрионального периода. В сб.: Эволюция темпов индивидуального развития животных. М. 1977. С. 69—79.
*Детлаф Т. А.* Нейруляция у бесхвостых амфибий как комплексный формообразовательный процесс. Труды НИИ экспериментального морфогенеза 1938. Т. 6. С. 187—201.
*Динесман Л. Г.* Изучение истории биогеоценозов по норам животных. М. 1968. 99 с.
*Динесман Л. Г.* Биогеоценозы степей в голоцене. М. 1977. 159 с.
*Дислер Н. Н., Смирнов С. А.* Развитие органов боковой линии слепой пещерной рыбы *Astyanax jordani* и ее зрячего предка *Astyanax mexicanus* (сем. Characinidae). В сб.: Состояние и перспектива развития морфологии. М. 1979. С. 264.
*Дибовский В. Н.* Значение естественного отбора в создании локальных форм и дальнейшей дивергенции у Ostracoda. Журн. общ. биол. 1941. Т. 2. № 2. С. 203—220.
*Длусский Г. М.* Муравьи пустынь. М. 1981. 230 с.
*Дольник В. Р.* Миграционное состояние птиц. М. 1975. 398 с.
*Дымина Г. Д.* Объем основной эволюирующей единицы фитоценозов. Материалы I Всесоюзной конференции по проблемам эволюции. Макроэволюция. М. 1984. С. 151.
*Еськов К. Ю.* История Земли и жизни на ней. М. МАИК 2000. 351 с.
*Жерихин В. В.* Основные закономерности феноценогенетических процессов (на примере не морских сообществ мезозоя и кайнозоя). Автореф. докт. диссерт. в форме научного доклада. М. 1997.
*Жученко А. А.* Экологическая генетика культурных растений. Кишинев. 1980. 587 с.
*Завадский К. М.* Вид и видообразование. Ленинград. 1968. 403 с.
*Захаров А. А.* Динамическая плотность и поведение муравьев. Журн. общ. биол. 1975. Т. 36. № 2. С. 243—252.
*Захваткин А. А.* Конспект курса «Эмбриология членистоногих» В кн.: Сборник научных работ. М. 1953. С. 195—204.
*Зюганов В. В.* Полиморфизм по числу костных щитков и межпопуляционная изоляция трехиглой корюшки Белого моря. В кн.: Фенетика популяций. М. 1982. С. 133—139.
*Иваницкий В. В.* Воробьи и родственные им группы зерноядных птиц. Поведение, экология, эволюция. М. 1997. 147 с.
*Иванова-Казас О. М.* Бесполое размножение животных. Л. 1977. 239 с.
*Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Жигальский О. А.* Закономерности и факторы динамики популяций рыжей полевки (по наблюдениям в северо-восточном Приладожье). В кн.: Экология наземных позвоночных. Петрозаводск. 1991. С. 86—116.
*Ильенко А. И., Исаев С. И., Рябцев И. А.* Радиочувствительность некоторых видов мелких млекопитающих и возможность адаптации популяций грызунов к искусственному загрязнению биогеоценоза стронцием-90. Радиобиология. 1974. Т. 14. С. 35—39.
*Исаев С. И.* Экология размножения диких грызунов в условиях обитания в загрязненных стронцием-90 биогеоценозах. Экология. 1995. Т. 6. № 1. С. 45.
*Кайданов Л. З.* К вопросу о роли поведения, как фактора микроэволюции. В сб. Исследования по генетике. 1967. Вып. 3. ЛГУ. С. 3—8.
*Кайданов Л. З.* Генетические процессы при длительной селекции по приспособительно важным признакам. В кн.: Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск. 1991. С. 198—213.

*Калабухов Н. И., Родионов А. М.* Содержание гемоглобина и число эритроцитов в крови у равнинных и горных предкавказских лесных мышей, и изменение этих показателей при перемене высоты обитания. Бюлл. Московск. Общества Испытат. Природы. Отд. биол. 1936. Т. 15. № 1. С. 22—35.

*Касинская С. И.* Темп естественного отбора в экспериментальных популяциях дрозофилы. В кн.: Отбор и мутационный процесс в популяциях. Минск. 1985. С. 11—35.

*Кашкаров Д. Н.* Среда и сообщество. М. АН СССР. 1933 (II 1938).

*Кикнадзе И. И.* Функциональная организация хромосом. Л. 1972. 210 с.

*Кимура М.* Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М. Мир. 1985. 308 с.

*Коваль С. Ф., Шаманин В. П.* Растение в опыте. Омск. 1999. 202 с.

*Ковальская Ю. М., Орлов В. Н.* Необычные половые хромосомы и внутрипопуляционный полиморфизм китайской полевки. Цитология. 1974. Т. 16. С. 497—503.

*Козинцев И. П.* Плодовитость и эмбриональная смертность в территориальных группировках трех видов грызунов. В сб.: Микроэволюция. Казань. 1981. С. 80—164.

*Кокшайский Н. В.* О соотношениях между формой и функцией и их преобразованиях в филогенезе. Морфологические аспекты эволюции. М. 1980. С. 37—52.

*Косинцев П. А., Воробьев А. А.* Биология большого пещерного медведя (*Ursus sreleus* Rus. et Hein) на Урале. 30000 экз. из пещер Среднего и Южного Урала. Мамонт и его окружение. М. 2001. С. 266—277.

*Красилов В. А.* Филогения и система. В кн.: Проблемы филогении и систематики. Владивосток. 1969. С. 12—30.

*Краснов Б. Р., Хохлова И. С.* Пространственно-этологическая структура группирововк. В кн. Домовая мышь. М. 1994. С. 188—214.

*Краус Ю. А., Черданцев В. Г.* Изменчивость и эквифинальность раннего морфогенеза у морского гидроида *Dynamena pumila*. Онтогенез. 1999. С. 119—129.

*Креславский А. Г.* Некоторые закономерности изменчивости и эволюции рисунков на надкрыльях у жуков-листоедов. Зоол. журн. 1977. Т. 54. № 7. С. 1043—1056.

*Крюков А. П.* Изолирующие механизмы и систематика мелких палеарктических сорокопутов (*Lanius*, Aves). Автореферат канд. дисс. Москва. 1982.

*Крюкова М. Е., Басурманова О. К., Бочарова-Месснер О. М.* Электронно-микроскопическое изучение морфогенеза мышц прямокрылых (Insecta, Ortoptera- Saltatoria). В сб.: Состояние и перспектива развития морфологии. М. 1979. С. 171—172.

*Лавренченко Л. А., Котенкова Е. В., Булатова Н. Ш.* Экспериментальная гибридизация домовых мышей. В кн.: Домовая мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение. М. 1994. С. 93—115.

*Левченко В. Ф.* О внутренних связях и консервативности структур экосистем. В сб.: Методологические проблемы эволюционной теории. 1984. АН ЭССР. С. 22—23.

*Ливанов Н. А.* Пути эволюции животного мира. М. 1955.

*Лэк Д.* Численность животных и ее регуляция в природе. М. 1957. 404 с.

*Любищев А. А.* К классификации эволюционных теорий. Проблемы эволюции. Новосибирск. 1975. Т. 4. С. 203—220.

*Мавродиев Е. В.* Морфо-биологические особенности и изменчивость рогозов (Typha L.) России. Автореферат канд. дисс. М. 1999. 19 с.

*Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М. Мир. 1968. 597 с.

*Майр Э.* Популяции, виды и эволюция. М. Мир. 1974. 466 с.

*Маслов С. П.* Ограничения возможностей гомеостаза мультифункциональностью и главные пути его обхода. Уровни организации биологических систем. М. 1980. С. 8—20.

*Матвеев Б. С.* Значение воззрений А. Н. Северцова на учение о прогрессе и регрессе в эволюции животных для современной биологии. В кн. А. Н. Северцов. Главные направления эволюционного процесса. М. 1967. С. 140—172.

*Матвеев Б. С.* Обзор новых данных о происхождении и путях эволюции позвоночных животных. В кн.: А. Н. Северцов. Главные направления эволюционного процесса. М. 1968. 201 с. С. 184—201.

*Мациевский Я., Земба Ю.* Генетика и методы разведения животных. М. 1988. 148 с.

*Медведева И. М.* Орган обоняния амфибий и его филогенетическое значение. Л. 1975. 171 с.

*Мина М. В.* Микроэволюция рыб. М. 1986. 202 с.

*Мина М. В., Клевезаль Г. А.* Принципы исследования регистрирующих структур. Успехи совр. биологии. 1976. Т. 70. № 3(6). С. 341—352.

*Наумов Н. П.* Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных. Зоол. журн. 1967. Т. 46. № 10. С. 1470—1486.

*Наумов Н. П.* Экология животных. М. 1963. 618 с.

*Обухова Н. Ю., Креславский А. Г.* Изменчивость и наследование окраски у сизых голубей. Зоол. журн. 1984. Т. 63. № 2. С. 233—244.

*Обухова Н. Ю.. Креславский А. Г.* Изменчивость окраски в городских популяциях сизых голубей (*Columba livia*). Возможные механизмы поддержания полиморфизма. Зоол. журн. 1985. Т. 64. № 11. С. 1685—1694.

*Ондар С. О.* Коэволюция компонентов степных экосистем. Кызыл. Тув. ИКОПР СО РАН. 2000. 203 с.

*Оно С.* Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М. Мир. 1973. 227 с.

*Орлов В. Н., Булатова Н. Ш.* Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. М. 1983. 404 с.

*Панов Е. Н.* Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М. 1989.

*Панов Е. Н.* Границы вида и гибридизация у птиц. В сб. Гибридизация и проблема вида у позвоночных. М. 1993. С. 53—96.

*Панов Е. Н.* Механизмы коммуникации у птиц. М. 1978. 304 с.

*Патрушев Л. И.* Экспрессия генов. М. 2000. 527 с.

*Пианка Э.* Эволюционная экология. М. Мир. 1981. 399 с.

*Поздняков Л. К.* Межродовой гибрид из семейства розоцветных. ДАН СССР. 1952. Т. 85. № 5. С. 1161—1164.

*Попов В. В.* О функциональном принципе в физиологии развития. Успехи современной биологии. 1967. Т. 64. № 2(5). С. 294—311.

*Работнов Т. А.* Экспериментальная фитоцепнология. М. 1987. 160 с.

*Разумовский С. М.* Закономерности динамики биогеоценозов. М. 1981. 232 с.

*Расницин А. П.* Темпы эволюции и эволюционная теория. Эволюция и биоценотические кризисы. М. 1987. С. 46—76.

*Резникова Ж. И.* Интеллект и язык. Животные и человек в зеркале эксперимента. Часть 1. М. 2000. 279 с.

*Рэфф Р., Кофмен Т.* Эмбрионы, гены и эволюция. М. Мир. 1986. 402 с.

*Савватеева К. А., Дорофеева Е. А., Маркарян В. Г., Смолей А. М.* Форели оз. Севан. Труды ЗИН АН СССР. Т. 204. Л. 1989. 178 с.

*Савватеева К. А.* Арктические гольцы. М. 1989. 223 с.

*Светлов П. Г.* Физиология (механика) развития. Л. 1978. Т. 1 — 279 с. Т. 2 — 263 с.

*Северцов А. Н.* Главные направления эволюционного процесса. М. 1967. 201 с.

*Северцов А. Н.* Морфологические закономерости эволюции. М.-Л. АН СССР. 1939. 610 с.

*Северцов А. С.* Групповой отбор, как причина возникновения групповых адаптаций. Зоол. журн. 1996. Т. 75. № 10. С. 1525—1540.
*Северцов А. С.* К вопросу об эволюции онтогенеза. Журн. общ. биол. 1970. Т. 31. № 2. С. 116—129.
*Северцов А. С.* Контрбаланс векторов движущего отбора, как причина эволюционного стазиса. В кн.: Экология в России на рубеже XXI века. М. Научный мир. 1999. С. 27—53.
*Северцов А. С.* Механизм возникновения и эволюционное значение гетерохроний. Изв. Сер. биол. 1978. № 4. С. 526—534.
*Северцов А. С.* Направленность эволюции. М. 1990. 272 с.
*Северцов А. С.* О применимости маршрутных учетов для оценки числености травяных лягушек *Rana temporaria*. Зоол. журн. 1993. Т. 72. № 3. С. 138—142.
*Северцов А. С.* Становление ароморфоза. Журн. общ. биол. 1972. Т. 84. № 1. С. 21—35.
*Северцов А. С.* Эволюция механизмов захватывания пищи и дыхание амфиибй. Уровни организации биологических систем. М. 1980. С. 49—75.
*Северцов С. А.* Динамика населения и приспособительная зволюция животных. М. 1941. 329 с.
*Северцов С. А.* Проблемы экологии животных. М. АН СССР. 1951. 170 с.
*Семевский Ф. Н.* Теоретические и прикладные аспекты динамики численности массовых и редких видов насекомых. Докторская диссертация. М. 1979. 300 с.
*Семевский Ф. Н., Семенов С. М.* Математическое моделирование зкологических процессов. Л. 1982. 280 с.
*Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М. 1952. 391 с.
*Серебрякова Г. И.* Учение о жизненных формах растений. В кн. Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. М. 1972. Т. 1. С. 84—168.
*Симпсон Дж.* Темпы и формы эволюции. М. 1948.
*Синская Е. П.* Динамика вида. М.-Л. 1948. 525 с.
*Слепцова Л. А., Доронин Ю. К., Бенюмов А. О., Языков А. А.* Трансплантация ядер клеток ранних зародышей амфибий и млекопитающих в неоплодотворенные яйцеклетки вьюна. Вестник московского университета. Сер. 16. Биология. 1993. № 1. С. 19—29.
*Соколов В. Е., Баскевич М. И., Ковальская Ю. М.* Изменчивость кариотипа степной мышовки (*Sicista subtilis* Pallas) и обоснование видовой самостоятельности S. severtzovi Onew. Зоол. журн. 1986. Т. 65. № 11. С. 1684—1692.
*Соколов В. Е., Северцов А. С., Шубкина А. В.* Моделирование селективного воздействия хищника на жертву: использование борзых собак для отлова сайгаков. Зоол. журн. 1990. Т. 69. № 10. С. 117—125.
*Солбриг О., Солбриг Д.* Популяционная биология и эволюция. М. 1982. 488 с.
*Соловьев В. А.* Речной бобр европейского северо-востока. Л. 1991. 208 с.
*Соломатин В. М., Креславский А. Г., Михеев А. В., Гриценко В. В.* Ассортативное скрещивание в природных популяциях жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae). Журн. общ. биол. 1977. Т. 38. № 1. С. 57—64.
*Сомов Г. П.* Значение феномена психрофильности патогенных бактерий для обоснования возможности их размножения в окружающей среде. В кн.: Экология возбудителей сапронозов. М. 1988. С. 36—46.
*Степанян Л. С.* Надвиды и виды-двойники в фауне СССР. М. 1983. 293 с.
*Сукачев В. Н.* О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях у растений. Ботан. журн. 1953. Т. 38. № 1 (цит. по Избр. труды. 1975. Т. 3).
*Татаринов Л. П.* Морфологическая зволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М. 1976. 257 с.

*Тахтаджан А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.-Л. 1966. 611 с.
*Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В.* Краткий очерк теории эволюции. М. 1969. 301 с.
*Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В.* Очерк учения о популяции. М. 1973. 277 с.
*Тихомирова А. Л.* Перестройка онтогенеза, как механизм зволюции насекомых. М. 1991. 167 с.
*Уголев А. М.* Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Л. 1985. 544 с.
*Уоддингтон К.* Морфогенез и генетика. М. Мир. 1964. 259 с.
*Фалеев В. И.* Сравнительное изучение изменчивости водяной полевки. В сб.: Фауна, таксономия, экология млекопитающих и птиц. Новосибирск. 1987. С. 67—72.
*Федоров Л. А., Яблоков А. В.* Пестициды — токсичный удар по биосфере и человеку. М. 1999. 461 с.
*Филатов Д. П.* Сравнительно-морфологическое направление в механике развития, его объект, цели и пути. АН СССР. 1939. 119 с.
*Филипченко Ю. А.* Изменчивость и методы ее изучения. М.-Петроград. ГИЗ. 1923. 237 с.
*Фолконер Д. С.* Введение в генетику количественных признаков. М. 1985. 485 с.
*Формозов Н. А., Керимов А. Б., Лопатин В. В.* Новая зона гибридизации большой и бухарской синиц (*Parus bockharensis*) в Казахстане и взаимоотношения форм в надвиде *Parus major*. В кн.: Гибридизация и проблемы вида у позвоночных. М. 1993. С. 118—146.
*Формозов Н. А., Яхонтов Е. Л.* Популяционная изменчивость звукового сигнала, дивергенция и история ареалов пищух комплекса форм (*Ochotona alpina — O. hyperborea*). Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих. М. 1988. С. 178—181.
*Фролов А. Н.* Дифференциация видов и форм рода *Ostrinia* по способности развиваться на растениях-хозяевах: различия в физиологии и поведении при питании. Зоол. журн. 1991. Т. 70. № 3. С. 38—44.
*Фролов А. Н.* Популяционная структура не повреждающих злаки видов рода *Ostrinia* на Украине, Северном Кавказе и Закавказье. Зоол. журн. 1989. Т. 68. № 11. С. 71—79.
*Хохряков А. П.* Эволюция биоморф растений. М. 1981. 167 с.
*Цингер Н. В.* О подвидах большого погремка *Alectorolophus major* Rchb. Вологда. Северный печатник. 1928. 118 с.
*Черданцев В. Г.* Индукция и дифференциация осевых структур миноги. Журн. общ. биол. 1991. Т. 52. С. 89—103.
*Черданцев В. Г.* Морфогенез первичного плана строения у амфибий. В кн.: Теоретические и математические аспекты морфогенеза. М. 1987. С. 31—48.
*Черданцев В. Г.* Эволюция структурно-динамической организации раннего морфогенеза животных. Докт. дисс. в форме научного доклада. М. 2000. 50 с.
*Чернов Ю. И.* Эволюционный процесс и историческое развитие сообществ. Фауногенез и филоценогенез. М. 1984. С. 5—23.
*Чубарова Л. А., Петрова Н. А.* Гомологичные ряды хромосомного полиморфизма в природных популяциях мошек. Цитология. 1968. Т. 10. № 10. С. 1248—1256.
*Шварц С. С.* Экологические закономерности эволюции. М. 1980. 277 с.
*Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская А. А., Рункова Г. Г.* Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М. 1976. 1562 с.
*Шеппард Ф. М.* Естественный отбор и наследственность. М. 1970. 214 с.

*Шилов И. А.* О механизмах популяционного гомеостаза у животных. Успехи совр. биол. 1967. Т. 64. № 2. С. 333—351.

*Шилов И. А.* Экология. М. 1997. 512 с.

*Шилов И. А.* Эколого-физиологические основы популяционных отношений животных. М. 1987. 262 с.

*Шилов И. А., Калецкая М. Л., Ивашкина И. И., Исаев А. И., Солдатова А. Н.* Эколого-физиологическая характеристика островной и материковой популяций полевки-экономки в Дарвиновском заповеднике. Труды Дарвиновского гос. заповедника. 1973а. Вып. 11. С. 76—105.

*Шилов И. А., Калецкая М. Л., Ивашкина И. И., Исаев А. И., Солдатова А. Н.* Сравнение морфо-физиологических показателей популяций полевки-экономки в Дарвиновском заповеднике. Труды Дарвин. гос. заповедника. 1973б. Вып. 11. С. 106—111.

*Шишкин М. А.* Закономерности эволюции онтогенеза. В кн.: Современная палеонтология. Т. 2. М. Недра. 1988. С. 169—209.

*Шишкин М. А.* Индивидуальное развитие и естественный отбор. Онтогенез. 1984. Т. 15. № 2. С. 115—136.

*Шишкин М. А.* Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод. Труды ПИН РАН. 1973. Т. 37. 262 с.

*Шишкин М. А.* Происхождение Anura и теория «лиссамфибий». Материалы по эволюции наземных позвоночных. М. 1970. С. 30—44.

*Шишкин М. А.* Фенотипические реакции и эволюционный прогресс. В сб.: Экология и эволюционная теория. Л. 1984. С. 196—216.

*Шишкин М. А.* Эволюция, как эпигенетический процесс. В кн.: Современная палеонтология. М. Недра. Т. 2. 1988. С. 142—169.

*Шмальгаузен И. И.* Естественный отбор и информация. Известия АН СССР. 1960. Сер. биол. № 1. С. 19—38.

*Шмальгаузен И. И.* Значение корреляций в эволюции животных. В сб.: Памяти акад. А. Н. Северцова. Труды ин-та звол. морф. животных. 1939. Т. 1. С. 175—230.

*Шмальгаузен И. И.* Избранные труды. М. 1982. 373 с.

*Шмальгаузен И. И.* Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск. 1968. 223 с.

*Шмальгаузен И. И.* Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. I М.-Л. АН СССР. 1938. 144 с. II М.-Л. АН СССР. 1942. 211 с. III М. 1982. С. 12—223.

*Шмальгаузен И. И.* Проблемы дарвинизма. Л. 1969. 492 с.

*Шмальгаузен И. И.* Происхождение наземных позвоночных. М. 1964. 270 с.

*Шмальгаузен И. И.* Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. М. 1964.

*Шмальгаузен И. И.* Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). I М. АН СССР. 1946. 396 с. II М. 1968. 451 с.

*Эрман Л., Парсонс П.* Генетика поведения и зволюция. М. Мир. 1984. 566 с.

*Яблоков А. В.* Атомная мифология. Заметки эколога об атомной индустрии. М. 1997. 271 с.

*Яблоков А. В., Юсуфов А. Г.* Эволюционное учение. М. 1976. 336 с.

*Якименко Л. В., Коробицина К. В.* Цитогенетическое и морфологическое исследование домовых мышей южного Забайкалья. В сб.: Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. М. 2000. С. 188—191.

*Amadon D., Short L. L.* Treatment of subspecies approaching species status. Syst. zool. 1976. V. 25. Pp. 161—167.

*Armstrong T.* Difference in the history of codling moth *Carpocapsa pomonella* (L.) attacing pear and apple. Canad. Entomol. 1945. V. 77. P. 231—233.

*Askew R. R.* Consideration on speciation in Chalcidoidea (Hymenoptera). Evolution. 1968. V. 22. N 3. P. 642—645.

*Bengtsson B. O.* Rates of karyotype evolution in placental mammals. Herditus. 1980. V. 92. N 1. P. 37—47.

*Bystrow A. P.* Dvinosaurus als neotenische form der Stegocephalen. Acta. Zool. Bd. 19. N 1—2. S. 209—295.

*Carson H. L.* Patterns of speciation in Havaian *Drosophila* inferred from ancient chromosomal polymorphism. Genet. Mech. Spec. Insects. Boston. 1973. Pp. 81—93.

*Chitty D.* Animal numbers and behavior. Population Ecology ed L. Adams. 1970. P. 32—40.

*Christian J. J., Lloyd J. A., Davis D. E.* The role of endocrines in the self regulation of mammalian populations. Rec. Progr. Horm. Res. 1965. V. 21. P. 457—467.

*Cooper K. W.* The nuclear cytology of the grass mite *Pediculopsis graminum* (Reut) with special reference to Karyomerokinesis. Chromosoma. 1939. N 11. P. 51—103.

*Cunlife V., Smith J. C.* Specification of mesodermal pattern in *Xenopus laevis* by interaction, Braduary, noggin and Xwnt-8. Embo. 1994. V. 3. P. 349—359.

*de Beer G. R.* Embrios and ancestors. III ed. Oxford. Clarendon press. 1958.

*de Beer G. R.* Embryology and Evolution. Oxford. Clarendon press. 1930.

*Dobzhansky Th.* Genetics of the evolutionary process. Colum. Univ. Press. N. J. 1970. 505 p.

*Edgeworth F. H.* The cranial muscles of vertebrates. Cambridge Univ. Press. 1935. 493 p.

*Feder J. L., Opp S. B., Wlazlo B., Reynolds K., Go W., Spsak S.* Host fidelity is an effective premating barier between sympatic races of the apple maggot fly. Proc. Natl. Acad. Sci USA. 1994. V. 91. Pp. 7990—7994.

*Feder J. L., Roethele J. B., Wlazlo B., Berlocher S. H.* Selective maitenance of allozyme differences among sympatric host races of apple maggot fly. Proc. Natl. Acad. Sci USA. 1997. V. 94. Pp. 11417—11421.

*Ford H. B., Ford E. B.* Fluctuation of number and its influence on variation in *Melitue aurinia*. Trans. Roy. Ent. Soc. Lond. 1930. V. 78. C. 345—351.

*Franklin I., Lewontin R. S.* Is the gene the the unit of selection. Genetics. 1970. V. 65. P. 707—734.

*Galen C., Zimmer K. A., Newport M. E.* Pollination in floral scent morphs of *Polemonium viscosum*. A mechanism of disruptive selection of flower size. Evolution USA. 1987. V. 41. N 3. P. 599—606.

*Gehring W. J.* The master control gene for Morphogenesis and Evolution of the Eye. Genes to Cells. 1993. V. 1. P. 11—15.

*Goodfray H. G. J., Harley F. H.* Seed of destruction. Evolution (Gr. Brit.) 1989. V. 337. P. 210—211.

*Gould S. J.* Ontogeny and Phylogeny. Harvard Univ. Press. Cambridge. Mas. USA. 1977. 268 p.

*Gould S. J., Eldredge N.* Punctuated equilibrium: the tempo and mode of evolution reconsidered. Paleobiology. 1977. V. 3. P. 115—151.

*Granovitch A. I.* The effect of trematode infection on the population structure of *Littorina saxatilis* (Olivi) in the White sea. Proc. Of the Third Intern. Simp. on Littorinid Biol. J. Grahame, P. J.-Mill and D. G.Reid (eds.). 1992. P. 255—263.

*Grbic M.* «Alien» wasps and evolution of development, BioEssays 22: 920—932, 2000.

*Grime J. P.* Plant strategies and vegetation processes. N. J. 1979.
*Haffer J.* Superspecies and species limits in vertebrates. J. Zool. Syst. Evol.-forsh. 1986. V. 24. P. 169—190.
*Hailman J. P.* The ontogeny of an instinct: the pecking response in chocks of the laughing gull (*Larus atricilla* L.) and related species. Behavior. 1967. V. 15 suppl. P. 1—159.
*Haldane J. B. S.* The relation between density requlation and natural selection. Proc. Roy. Soc. Ser. B. 1956. V. 145. P. 306—308.
*Halder G., Callaerts P., Gehring W. J.* New Perspectives on Eye Evolution. Care. Opinion Gen. And Develop. 1995. V. 5. P. 602—609.
*Hedric P.W.* The establishment of chromosomal variants. Evolution (USA) 1981. V. 35. N 2. P. 322—332.
*Hennig W.* Phylogenetic Systematics. Urbana Univ. press. 1966.
*Higuet D.* Disruptive selection on body weight in *Drosophila melanogaster*. Evolution. USA. 1986. V. N 2. P. 272—278.
*Huang S. L., Singh M., Rojima K.* A study of frequency-dependent selection in esterase-6 locus of *Drosophila melanogaster* using a conditioned media method. Cenetics. 1971. V. 68. N ... P. 97—104.
*Jarvik E.* The composition of the intermandibular division of the head in fish and tetrapodes and diphyletic origin of the tetrapod tongue. Kungl. Svenska Vetenskapskad. Handl. Bd. 9. N 1. P. 1—74.
*Jarvik E.* Theories de lrevolution des vertebras, reconsideres a la lumier des rescentes deconvertes sur les vertebras inferieures. Paris. Masson. 1960. 104 p.
*Kettlewell H. B. D.* A resume of investigation on industrial melanism in the Lepidoptera. Proc. Roy. Soc. Lond. 1956. V. 145. N 920. Pp. 297—303.
*King M.* Species evolution: the role of chromosome change. Cambridge. 1993. 336 p.
*MacArthur R. H., Wilson E. D.* The theory of island biogeography. Prinston Univ. Press. N. J. 1967. 203 p.
*Mattey R.* Les chromosomes et l'evolution chromosomique des mammiferes Traite de zoologie. 1969. P. 855—1004.
*Maynard, Smith J.* The evolution of sex. Lond. Cambridg Univ. press. 1978. 202 p.
*McKenzie J. A., Parsons P. A.* Alcohol tolerance: an ecological parameter in the relative success of *Dr. melanogaster* and *Dr. simulans*. Oecologia Berl. 1972. V. 10. P. 373—388.
*Meise W.* Naturaliche bastardopopulacionen und speciationprobleme bei Vogeln. Abh. V. Erh. Naturwiss. Ver Hamburg. 1975. N 18/19. Pp. 187—254.
*Nigren A., Nilsson B., Jahnke M.* Cytologicul studies in *Atlantic salmon*. Ann. Acad. regiae sci Upsal. 1968. V. 12. P. 21—52.
*Ohta T.* Role of very slightly deleterious mutations in molecular evilution and protein polymorphism. Theor. Pop. Biol. 1976. V. 10. P. 254—275.
*Park T.* Experimental studies of insect population. Amer. Naturalist. V. 71. P. 21—49.
*Patel N. H.*, It's a bug's life, PNAS, 2000, vol. 97, p. 4442—4444.
*Petras M.* Studies of natural population of Mus. Cand. J. Genet. and Cytol. 1967. V. 9. N 2. P. 287—296.
*Remane A.* Das Problem Monophylie-Polyphylie mit besonderer Berьcksichtigung der Phylogenie der Tetrapodes. Zool. Anz. 1964. Bd. 173. N 1. S. 22—49.
*Rensch B.* Evolution above the species level. London. 1959.
*Sheppard P. M., Cook L. M.* The manifold effects of the Medionigria gene of the moth *Panaxia dominula* and the maintenance of a polymorphism. Heredity. 1962. V. 17. N 3. P. 415—426.

*Simpson G. G.* The hierarchy of monophyly and polyphyly. Syst. Zool. 1967. V. 16. N 1. P. 102—103.

*Slack J. W. W.* From egg to embrio: Determinative events in early development. Cambridge Univ. Press. 1983. V. 78. P. 83—125.

*Speyer W.* Uber das Vorkommen von Lokalrussen des Kleinen Frstpanners (*Cheimotobia brunata* L.). Arch. physiol. angew. Eatw. Berlin. 1938. N 5. P. 50—76.

*Stalker H. D.* Chromosome studies in wild population of *Drosophila melanogaster*. Genetics. 1976. V. 82. N 2. P. 323—347.

*Sushkin P. P.* Notes on the prae-jurassic Tetrapoda from USSR. III Dvinosaurus Amalitski, a pereunibranchiate stegophalian from the Upper Permian as North Dvina. Труды палеонтологического института АН СССР. 1923. Т. 5. С. 43—91.

The Evolution of Developmental Pathways, edited by A. S. Wilkins, 2001, Sinauer Assoc., 584 p.

*Tinbergen N., Perdeck A. C.* On the stimulus situation releasing the begging response in the newly hatched herring gull chick (*Larus argentatus argentatus* Pont.). Behavior. 1950. V. 3. P. 1—39.

*Tung T. C., Wu S. C., Tung Y. F. Y.* Experimental studies on the neural induction in *Amphioxus*. Acta biol. sin. 1962. V. 7. P. 263—270.

*Vise P. R., Thomsen G. H.* Vg 1 and regional specification in vertebrates; a new role for an old molecule. Trends in Genetics. 1994. V. 10. P. 371—376.

*Waddington C. H.* The strategy of the genes: A discussion of some aspects of theoretical biology. London. 1957. 262 p.

*White M. J. D.* Chain processes in chromosomal speciation. Syst. Zool. 1987. V. 27. N 3. P. 285—298.

*White M. J. D.* Modes of Speciation. 1978. San Francisco. 455 p.

*Wilson E. D.* Sociobylogy: a modern synthesis. Harvard Univ Press. 1975. 506 p.

*Wray G. A., Abouheif E.*, When is homology not homology? Current Opinion in Genetics & Development, 1998, 8: 675—680

*Wynne-Edwards V. E.* Animal dispersion in social Behavior. Edinburgh-Lond. 1962. 630 p.

*Yamada T.* Der Determinationszustand des Rumphmesoderm in Molchkeim nach der Gastrulation. RouxrArch. 1937. Bd. 137. N 2. S. 151—270.

*Zaraisky A. G., Ecochard V., Kasanskaya O. V., Lucyanov S. A., Belyavsky A. V., Fesenko S. V., Samokhvalov S. M., Durrat A. M.* The Homeobox-containing geh XANF-1 may control anterior development of *Xenopus* embrio. Development. 1995.

*Zaraisky A. G., Lurenov S. A., Vasiliev O. V., Smirnov Y. V., Belyavsky A. V., Kasanskaya O. V.* A novel Homeobox Gene expressed in the anterior neural plate of the *Xenopus* embrio. Development Biology. 1992. V. 152. P. 373—382.

# Содержание

*Учебное издание*

**Северцов Алексей Сергеевич**

**ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ**

*Учебник для студентов вузов, обучающихся по направлению 510600 «Биология»*

Зав. редакцией *С. В. Платонов*
Редактор *С.М. Гришанова*
Зав. художественной редакцией *И.А. Пшеничников*
Художник обложки *О.А. Филонова*
Компьютерная верстка *В.В. Абросимов*
Корректор *Т. Я. Кокорева*

Отпечатано с диапозитивов, изготовленных
ООО «Гуманитарный издательский центр ВЛАДОС».

Лицензия ИД № 03185 от 10.11.2000.
Санитарно-эпидемиологическое заключение
№ 77.99.02.953.Д.006153.08.03 от 18.08.2003.
Сдано в набор 25.05.04. Подписано в печать 10.08.04.
Формат 70×90/16. Печать офсетная. Бумага офсетная.
Усл. печ. л. 28,08. Тираж 10 000 экз. (1-й завод 1–5 000 экз.). Заказ Э-805

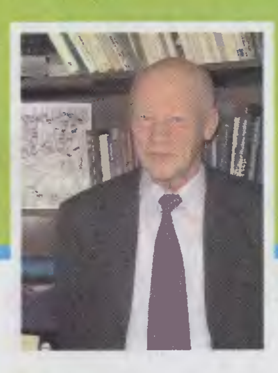
Гуманитарный издательский центр ВЛАДОС.
119571, Москва, просп. Вернадского, 88,
Московский педагогический государственный университет.
Тел. 437-99-98, 437-11-11, 437-25-52; тел./факс 735-66-25.
E-mail: vlados@dol.ru
http://www.vlados.ru

---

Государственное унитарное предприятие
Полиграфическо-издательский комплекс «Идел-Пресс».
420066, Республика Татарстан, г. Казань, ул. Декабристов, 2.

В учебнике рассматриваются теория эволюции, ее задачи, доказательства и методы изучения. Представлены основные разделы теории эволюции: микроэволюция — эволюция на популяционно-видовом уровне, от возникновения мутаций до возникновения новых видов; макроэволюция — эволюционные преобразования строения организмов и, на этой основе, эволюция надвидовых таксонов, и эволюция экосистем – наименее изученного аспекта эволюции.

Учебник предназначен для студентов высших учебных заведений, преподавателей и научных сотрудников, занимающихся проблемами теории эволюции.



**Алексей Сергеевич Северцов,** доктор биологических наук, профессор, ведущий ученый в области теории естественного отбора, эволюции онтогенеза и функциональной эволюции. Автор ряда учебников, монографий и статей по теории эволюции, эволюционной морфологии и эволюционной экологии.


ISBN 5-691-01354-8
9785691013546

